

SÉRIE A, N° 2405.

N° D'ORDRE

3277.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Jean CHAUDONNERET

1^{re} THÈSE. — LA MORPHOLOGIE CÉPHALIQUE DE *Thermobia domestica* (PACKARD), INSECTE APTÉRYGOTE THYSANOURE

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 8 Décembre 1949 devant la Commission d'examen.

M. P.-P. GRASSÉ..... Président.

MM. P. DRACH.....
R. MAY..... } Examineurs.

PARIS

MASSON ET C^{IE}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 120

1951

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

Doyen M. A. CHATELET.

PROFESSEURS

MM.			MM.		
G. JULIA	T	Analyse supérieure et Algèbre supérieure.	H. CARTAN	T	Mathématiques générales.
A. DENJOY	T	Théorie des Fonctions.	SCHAEFFER	T	Physiologie des fonctions.
L. LUTAUD	T	Géographie physique et Géologie dynamique.	LAFITTE	T	Chimie (P. C. B.).
E. DARMOIS	T	Enseignement de Physique.	FAYARD		Calcul des probabilités et Physique-Mathématique.
Robert LÉVY	T	Physiologie comparée.	COULOMB	T	Physique du Globe.
Henri VILLAT	T	Mécanique des fluides et applications.	M ^{lle} COUSIN	T	Biologie animale (P. C. B.).
Ch. JACOB	T	Géologie.	CHRÉTIEN		Chimie (P. C. B.).
P. PASCAL	T	Chimie générale.	P. DRACH		Zoologie.
M ^{me} RAMART-LUCAS	T	Chimie organique.	KASTLER		Physique.
FOCH	T	Mécanique physique et expérimentale.	CHATELET	T	Arithmétique et théorie des nombres.
PAUTHENIER	T	Électrotechnique générale.	EPHRUSSI	T	Génétique.
De BROGLIE	T	Théories physiques.	WURMSER	T	Biologie physico-chimique.
JOB	T	Chimie générale.	BAUER	T	Chimie-Physique.
PRENANT	T	Anatomie et Histologie comparées.	RIVIÈRE		Géologie (P. C. B.).
COMBES	T	Physiologie végétale.	GAUTHERET		Biologie végétale (P. C. B.).
GARNIER	T	Géométrie supérieure.	LUCAS		Physique.
PÈRÈS	T	Mécanique rationnelle.	A. THOMAS		Évolution des êtres organisés.
HACKSPILL	T	Chimie minérale.	ARNULF		Optique appliquée.
LAUGIER	T	Physiologie générale.	MAX MORAND		Physique.
TOUSSAINT	T	Technique Aéronautique.	SOLEILLET		Physique.
M. CURIE	T	Physique (P. C. B.).	FORTIER	T	Mécanique expérimentale des fluides.
G. RIBAUD	T	Hautes températures.	DANJON	T	Astronomie.
CHAZY	T	Mécanique analytique et Mécanique céleste.	FROMAGEOT		Chimie biologique.
CROZE	T	Physique théorique et physique céleste.	LAPORTE		Physique générale et Radioactivité.
DUPONT	T	Théories chimiques.	JANET		Mathématiques générales.
VALIRON	T	Calcul différentiel et Calcul intégral.	PETIT	T	Biologie maritime.
BARRABÉ	T	Géologie structurale et géologie appliquée.	QUENEY	T	Météorologie et dynamique atmosphérique.
VAYON	T	Analyse et mesures chimiques.	GALLIEN		Biologie animale (P. C. B.).
G. DARMOIS	T	Calcul des probabilités et Physique mathématique.	EICHHORN		Biologie végétale (P. C. B.).
Jacques BOURCART	T	Géographie physique et Géologie dynamique.	DE CUGNAC		Biologie végétale (P. C. B.).
AUBEL	T	Chimie biologique.	LAVAL		Physique (P. C. B.).
M ^{me} JOLIOT-CURIE	T	Physique générale et Radioactivité.	M ^{lle} CAUCHOIS		Chimie-Physique.
PLANTEFOL	T	Botanique.	TRELLIER		Physique du Globe.
CABANNES	T	Recherches physiques.	AUDUBERT		Electrochimie.
GRASSÉ	T	Évolution des êtres organisés.	L'HÉRITIER		Génétique.
PRÉVOST	T	Chimie organique.	GRIVET	T	Radioélectricité.
BOULIGAND	T	Application de l'analyse à la Géométrie.	PONCIN		Mécanique des fluides.
CHAUDRON	T	Chimie appliquée.	THIERY	T	Mécanique appliquée.
WYART	T	Minéralogie.	DUBREIL		Mathématiques générales.
TEISSIER	T	Zoologie.	QUELET		Chimie (P. C. B.).
MANGENOT	T	Biologie végétale.	CAGNIARD		Géophysique appliquée.
P. AUGER	T	Physique quantique et relativité.	CHAMPETIER		Chimie appliquée.
MONNIER	T	Physiologie générale.	CUVILLIER		Géologie structurale et Géologie appliquée.
PIVETEAU	T	Géologie.	JUNG		Pétrographie.
ROCARD	T	Physique.	TRILLAT		Physique (P. C. B.).
			WIEMANN		Chimie (P. C. B.).

Secrétaire CH. MONIER.

SÉRIE A, n° 2405.

N° D'ORDRE
3277.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Jean CHAUDONNERET

1^{re} THÈSE. — LA MORPHOLOGIE CÉPHALIQUE DE *Thermobia domestica* (PACKARD), INSECTE APTÉRYGOTE THYSANOURE

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 8 Décembre 1949 devant la Commission d'examen.

M. P.-P. GRASSÉ..... *Président.*

MM. P. DRACH..... }
R. MAY..... } *Examineurs.*

PARIS

MASSON ET C^{IE}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 120

1951

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

Doyen M. A. CHATELET.

PROFESSEURS

MM.		MM.	
G. JULIA	T	Analyse supérieure et Algèbre supérieure.	H. CARTAN T Mathématiques gé- nérales.
A. DENJOY	T	Théorie des Fonctions.	SCHÆFFER T Physiologie des fon- ctions.
L. LUTAUD	T	Géographie physique et Géologie dynamique.	LAFFITTE T Chimie (P. C. B.).
E. DARMOIS	T	Enseignement de Phy- sique.	FAVARD T Calcul des probabilités et Physique-Mathé- matique.
Robert LÉVY	T	Physiologie comparée.	COULOMB T Physique du Globe.
Henri VILLAT	T	Mécanique des fluides et applications.	M ^{lle} COUSIN T Biologie animale (P. C. B.).
Ch. JACOB	T	Géologie.	CHRÉTIEN T Chimie (P. C. B.).
P. PASCAL	T	Chimie générale.	P. DRACH T Zoologie.
M ^{me} RASART-LUCAS	T	Chimie organique.	KASTLER T Physique.
FOCH	T	Mécanique physique et expérimentale.	CHATELET T Arithmétique et théo- rie des nombres.
PAUTHENIER	T	Électrotechnique gé- nérale.	EPHRUSSI T Génétique.
De BROGLIE	T	Théories physiques.	WURMSER T Biologie physico-chi- mique.
JOB	T	Chimie générale.	BAUER T Chimie-Physique.
PRENANT	T	Anatomie et Histologie comparées.	RIVIÈRE T Géologie (P. C. B.).
COMBES	T	Physiologie végétale.	GAUTHERET T Biologie végétale (P. C. B.).
GARNIER	T	Géométrie supérieure.	LUCAS T Physique.
PÈRES	T	Mécanique rationnelle.	A. THOMAS T Évolution des êtres organisés.
HACKSPILL	T	Chimie minérale.	ARNULF T Optique appliquée.
LAUGIER	T	Physiologie générale.	MAX MORAND T Physique.
TOUSSAINT	T	Technique Aéronauti- que.	SOLEILLET T Physique.
M. CURIE	T	Physique (P. C. B.).	FORTIER T Mécanique expérimen- tale des fluides.
G. RIBAUD	T	Hautes températures.	DANJON T Astronomie.
CHAZY	T	Mécanique analytique et Mécanique céleste.	FROMAGEOT T Chimie biologique.
CRÖZE	T	Physique théorique et physique céleste.	LAPORTE T Physique générale et Radioactivité.
DUPONT	T	Théories chimiques.	JANET T Mathématiques gé- nérales.
VALIRON	T	Calcul différentiel et Calcul intégral.	PETIT T Biologie maritime.
BARRABÉ	T	Géologie structurale et géologie appliquée.	QUENEY T Météorologie et dyna- mique atmosphéri- que.
VAVON	T	Analyse et mesures chimiques.	GALLIEN T Biologie animale (P. C. B.).
G. DARMOIS	T	Calcul des probabilités et Physique mathé- matique.	EICHHORN T Biologie végétale (P. C. B.).
Jacques BOURCART	T	Géographie physique et Géologie dynamique.	DE CUGNAC T Biologie végétale (P. C. B.).
AUBEL	T	Chimie biologique.	LAVAL T Physique (P. C. B.).
M ^{me} JOLIOT-CURIE	T	Physique générale et Radioactivité.	M ^{lle} CAUCHOIS T Chimie-Physique.
PLANTEFOL	T	Botanique.	THELLIER T Physique du Globe.
CABANNES	T	Recherches physiques.	AUDUBERT T Electrochimie.
GRASSÉ	T	Évolution des êtres organisés.	L'HÉRITIER T Génétique.
PRÉVOST	T	Chimie organique.	GRIVET T Radioélectricité.
BOULIGAND	T	Application de l'ana- lyse à la Géométrie.	PONCIN T Mécanique des fluides.
CHAUDRON	T	Chimie appliquée.	THIERY T Mécanique appliquée.
WYART	T	Minéralogie.	DUBREIL T Mathématiques gé- nérales.
TEISSIER	T	Zoologie.	QUELET T Chimie (P. C. B.).
MANGENOT	T	Biologie végétale.	CAGNIARD T Géophysique appli- quée.
P. AUGER	T	Physique quantique et relativité.	CHAMPETIER T Chimie appliquée.
MONNIER	T	Physiologie générale.	COUVILLIER T Géologie structurale et Géologie appliquée.
PIVETEAU	T	Géologie.	JUNG T Pétrographie.
ROCARD	T	Physique.	TRILLAT T Physique (P. C. B.).
			WIEMANN T Chimie (P. C. B.).

Secrétaire CH. MONIER.



LA MORPHOLOGIE CÉPHALIQUE DE *THERMOBIA DOMESTICA* (PACKARD) (INSECTE APTÉRYGOTE THYSANOURE)

Par J. CHAUDONNERET

INTRODUCTION

L'anatomie décrit les structures ; l'anatomie comparée relie entre eux les faits observés sur des animaux différents ; la morphologie va plus loin encore : elle recherche la signification des faits et tente de les interpréter, permettant même de jeter quelque clarté sur l'écheveau si embrouillé de la phylogenèse. Aussi, bien qu'il y ait là un paradoxe apparent, le morphologiste s'intéresse beaucoup plus aux rapports qu'aux formes. *Morphology seeks to find the reason for structure, and to understand the relation of different structural forms to one another* (SNODGRASS, 1935). L'anatomie reste la base de la morphologie, et si la plupart des problèmes morphologiques demeurent, encore à l'heure actuelle, sans solution définitive, c'est que les études anatomiques très précises (les seules qui soient vraiment utilisables par le morphologiste) sont très rares, malgré le nombre considérable de travaux que nous possédons.

Nous nous sommes attaqué aux problèmes morphologiques que pose la tête des Insectes. On peut les résumer schématiquement par trois questions :

- Combien de métamères participent à la constitution de la tête ?
- Quels domaines de la tête définitive sont à rapporter à chacun d'eux ?
- Comment peut-on passer de l'être hypothétique, à allure annéli-dienne (être que l'on s'accorde à considérer comme l'ancêtre des Arthropodes) à l'Insecte actuel ?

Remarquons tout de suite qu'aucune de ces questions ne peut être résolue indépendamment des deux autres. Nous espérons apporter ici une réponse à chacun de ces problèmes ou, tout au moins, approcher de

leur solution. Ce ne sont d'ailleurs pas les seuls que nous ayons envisagés.

Tout d'abord, quel Insecte choisir comme base d'étude ? Évidemment, un Insecte inférieur ou, plus exactement, un Insecte du type « généralisé ». A cet égard, les Thysanoures sont intéressants, en ce sens qu'on les considère comme faisant transition entre les Aptérygotes et les Ptérygotes inférieurs. Les Lépismides ont une tête moins modifiée que les Machilides et, parmi ceux-là, nous avons choisi *Thermobia domestica* Packard, que l'on peut se procurer facilement et en grande abondance dans nos régions.

Disons maintenant quelques mots (nous nous étendrons sur ce sujet comme il convient dans une note ultérieure) de la méthode de travail que nous avons utilisée. Cette question est importante, car la précision des résultats dépend pour une large part de la méthode de recherches.

La dissection fine et les examens d'organes montés *in toto* sont indispensables, mais tout à fait insuffisants. Une étude méticuleuse de l'histologie topographique sur coupes sériées est nécessaire. Point n'est besoin de faire appel à des techniques histologiques très savantes; une bonne fixation et une bonne coloration trichrome suffisent, même pour déceler des trajets de fibres intracérébrales. Nous avons essayé de nombreuses méthodes de fixation et de coloration. Les fixateurs alcooliques sont à rejeter. Nous avons accordé notre préférence au Bouin-Hollande cuprique, qui est d'un emploi facile et donne des résultats homogènes. Les animaux sont sectionnés transversalement au niveau du mésothorax, et la région antérieure est plongée dans le fixateur à l'aide d'instruments paraffinés. La fixation est effectuée sous le vide. La déshydratation et l'inclusion à la paraffine sont effectuées très soigneusement. Parmi les méthodes de coloration utilisées, nous avons retenu essentiellement les méthodes trichromes de PRENANT (hématoxyline, éosine, vert Lumière) et de MALLORY (fuch sine acide, bleu de méthyle, orange G), qui donnent des images bien différenciées et agréables, ce qui facilite la « lecture » des préparations.

Toutes les coupes d'une série sont dessinées à l'échelle et, sur chaque dessin, on porte les détails topographiques fournis par une minutieuse étude à l'objectif à immersion. Les reconstitutions planes sont faites sur papier réglé à l'échelle. Des reconstitutions spatiales très précises, en plâtre, en terre ou en carton, effectuées suivant une technique que nous décrirons dans un prochain travail, nous ont été d'un grand secours pour la bonne représentation spatiale des organes principaux et la résolution de certains problèmes de mécanique fonctionnelle squeletto-musculaire. Nous avons largement utilisé ces reconstitutions pour l'établissement de nos figures.

Insistons sur le fait qu'il est indispensable d'étudier un grand nombre de coupes transversales, orientées suivant des plans diversement inclinés sur le plan horizontal, et longitudinales verticales. Cette méthode permet de suivre, avec le maximum de chances de succès, le trajet des paquets de fibres nerveuses intracérébrales d'orientations variées. Il en est de même pour les nerfs. Soit, par exemple, à déterminer le plan d'innervation

de l'antenne (un plan d'innervation est toujours très délicat à établir). On en fait une reconstitution plane qui montre forcément des lacunes et des incertitudes que l'on comble partiellement en réétudiant soigneusement les coupes. La reconstitution de l'innervation d'une autre antenne apportera quelques clartés, mais aussi une obscurité nouvelle, en ce sens qu'il y a d'assez importantes variations individuelles. En travaillant suivant la méthode du tri et des erreurs, en étudiant un nombre suffisant de cas, on arrive à établir avec certitude le plan d'innervation moyen, typique, et les principales variations. L'étude critique des variations individuelles est très précieuse pour les interprétations morphologiques, comme on peut s'en rendre compte en lisant notre travail.

En résumé, il est indispensable de prendre tout le temps nécessaire pour amasser des données d'anatomie fine, des points de repère, aussi nombreux et aussi précis que possible, sans se laisser rebuter par les très grosses difficultés de la tâche.

Les faits étant ainsi établis, il faut ensuite faire appel à nos connaissances de l'anatomie comparée et de l'embryologie et faire subir à l'ensemble une étude critique très sévère. Alors, et alors seulement, on peut espérer bâtir une conception qui soit autre chose qu'un château de cartes.

Le plan de notre travail pourra paraître quelque peu étrange. En fait, il est impossible d'adopter un plan parfaitement logique, car, d'une part, les interprétations morphologiques, qui interfèrent les unes sur les autres, font appel à un nombre considérable de données et, d'autre part, il est plus facile de comprendre une interprétation lorsqu'elle suit immédiatement la description des faits. Aussi avons-nous été conduit à adopter un compromis qui rende le moins ardue possible la lecture de notre travail.

Il aurait été très intéressant de faire rapidement l'historique de chacun des problèmes qui sont discutés ici, mais il nous aurait fallu augmenter notre texte dans des proportions non négligeables, vice rédhibitoire pour qui veut être imprimé à l'heure actuelle. C'est aussi la raison pour laquelle nous n'avons pas discuté les théories qui sont détruites par le seul exposé des faits ici établis.

Avant de terminer cette brève introduction, nous avons le plaisir de dire toute notre reconnaissance à M. le professeur J.-R. DENIS, à qui nous devons la plupart de nos connaissances zoologiques ; nous avons tiré grand profit des conversations que nous avons eues avec ce maître incontesté de la morphologie entomologique moderne ; nous lui savons gré de nous avoir aiguillé dans cette branche malheureusement trop délaissée de la connaissance zoologique. Aussi est-ce avec une respectueuse déférence que nous nous sommes permis de discuter, dans ce travail, certaines des interprétations qu'il a soutenues dans son important mémoire de 1928. Cette hardiesse est un effet de l'ardeur qu'il sut nous communiquer pour les études de morphologie ;

A M. le professeur P.-P. GRASSÉ, de l'Institut, qui, malgré des charges écrasantes, ne nous a pas ménagé l'aide très précieuse de ses encouragements et de ses conseils ; nous lui sommes tout particulièrement recon-

naissant de nous avoir largement ouvert l'hospitalité des *Annales des Sciences naturelles* ;

A M. le professeur L. FAGE, de l'Institut, qui a toujours considéré notre travail avec un intérêt bienveillant et nous a prodigué ses précieux encouragements dans une tâche longue et difficile ;

A tous ceux qui, de près ou de loin, ont facilité notre travail.

*Laboratoire de la Faculté des Sciences de Dijon.
Le 20 septembre 1949.*

CHAPITRE PREMIER

LA CAPSULE CÉPHALIQUE

(Fig. 1 à 7.)

La tête de *Thermobia domestica* est globuleuse et courte (0,8 mm. de long sur 1,6 mm. de large environ). Le crâne se décompose en un certain nombre de régions ou aires délimitées par des sutures qui, nous le verrons, ne représentent pas des limites intersegmentaires : il n'y faut voir que des sillons, traces externes d'invaginations tégumentaires plates et limitées, endophragmes ou crêtes qui n'ont qu'une signification mécanique, généralement de renforcement de la capsule céphalique (phragme postoccipital autour du trou occipital, crête subgénale le long de la ligne d'insertion des pièces buccales, crête épistomale empêchant l'écrasement de la face sous les efforts d'adduction des mandibules); la suture en Y représente une ligne de plus faible résistance, suivant laquelle s'effectue l'ouverture de la capsule céphalique au moment de la mue.

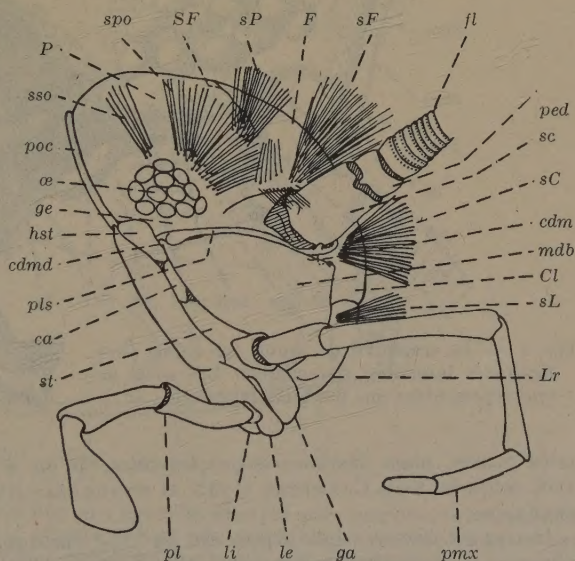


Fig. 1. — La tête, vue de profil. Les parties membraneuses sont en hachures.

Le crâne représente essentiellement les régions tergaux des segments céphaliques et les régions sternales des métamères préoraux (préoral étant compris au sens de antérieur aux segments gnathaux), tandis que les régions sternales des segments gnathaux constituent la lingua, comme le montrent l'embryologie et la morphologie.

A. — Les sutures du crâne.

La suture épicaniale ou suture en Y (non vue par nos devanciers) est située, comme d'habitude, sur la face supérieure du crâne. Elle est à peine marquée chez l'adulte, où, sur les coupes, elle apparaît comme un léger épaississement de la chitine (15 p. 100 environ).

La partie postérieure de la suture épicaniale ou suture coronale (*Sc*), formant le pied de l'Y, n'atteint pas la suture postoccipitale. Ses deux branches antérieures (*SF*) se terminent librement en arrière des antennes. Il ne s'agit donc pas des sutures fron-

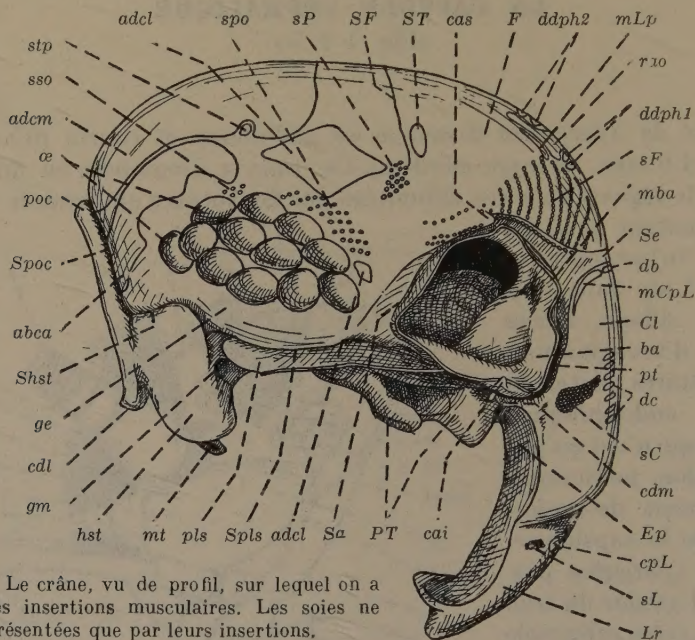


Fig. 2. — Le crâne, vu de profil, sur lequel on a figuré les insertions musculaires. Les soies ne sont représentées que par leurs insertions.

tales vraies, mais des sutures postfrontales, qu'on a d'ailleurs souvent confondues avec celles-là, mais CRAMPTON (1932) et SNODGRASS (1935) ont bien montré leur indépendance.

La suture postoccipitale (*Spoc*) est du type classique. Elle correspond au puissant phragme postoccipital qui encadre dorsalement et latéralement le trou occipital. Les portions les plus latérales du phragme postoccipital ne correspondent plus à la suture postoccipitale, mais aux sutures hypostomales.

Les sutures subgénéales correspondent à des crêtes internes de renforcement du cadre oral ; leurs parties postérieures sont connues sous le nom de sutures hypostomales (*Shst*), leurs parties antérieures sous le nom de sutures pleurostomales (*Spls*). Leurs trajets sont bien visibles sur nos figures.

La suture épistomale (*Se*) s'étend transversalement entre les deux antennes qu'elle contourne vers l'avant jusqu'au niveau des articulations antérieures des mandibules. Sur presque tout son trajet contre la partie antérieure de la base antennaire s'ouvre le prétentorina. Cette suture est la trace externe d'une forte crête transverse de renforcement sur laquelle s'insèrent les muscles clypéaux postérieurs du labre (*mCpL*), dilateurs dorsaux de la bouche (*db*) et les muscles labraux antérieurs (*mLa*).

Les *sutures antennaires* (*Sa*) se confondent en avant, au niveau des prétenotorinas, avec la suture épistomale et, latéralement, sous l'antenne, avec la suture pleurostomale. La portion dorsale de chaque suture antennaire porte un petit condyle (*cas*) pour l'articulation dorsale de l'antenne. Ces sutures correspondent à des crêtes internes de renforcement de la base des antennes (crêtes antennaires).

B. — Les régions du crâne.

Les sutures que nous venons de décrire délimitent des aires, ce qui rend les descriptions plus faciles et plus précises. C'est le seul intérêt de ces sutures et de ces aires pour le morphologiste.

Pour simplifier, nous nommerons *frons* (*F*) la région comprise entre la suture en Y et la suture épistomale.

Les deux angles antérieurs de la région frontale sont occupés par des rangées de longues et fortes soies légèrement barbelées, bifides à leur apex : les *soies frontales*

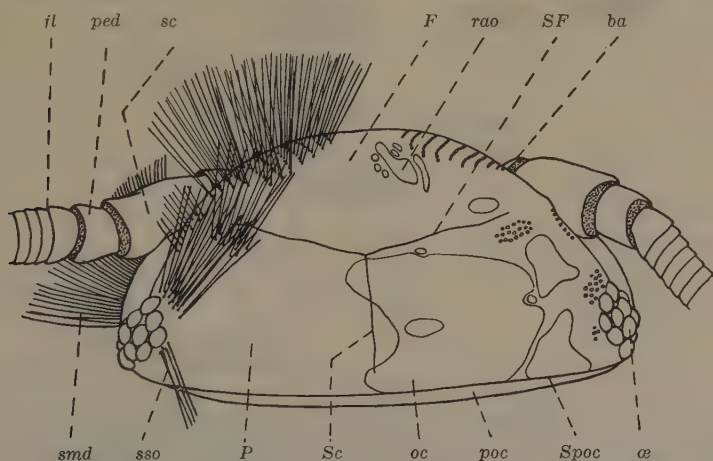


Fig. 3. — Le crâne vu de dessus. A droite, on a figuré les soies par leurs insertions et les positions des insertions musculaires, dont la plupart ne sont pas notées. On les reconnaîtra facilement par comparaison avec la figure 7. Les parties membraneuses sont en pointillé.

(*sF*) (presque toutes les grandes soies de la tête ont cet aspect). Entre ces deux plages sétigères viennent s'insérer les muscles labraux postérieurs (*mLp*), les rétracteurs des angles buccaux (*rao*), les premiers (*ddph1*) et les seconds (*ddph2*) dilatateurs dorsaux du pharynx. Juste en avant des extrémités des branches de la suture en Y aboutissent les bras dorsaux du tentorium (*ST*). C'est sous cette région frontale que sont situés, en avant, l'organe frontal médian (*OF*) et, en arrière, les organes frontaux latéraux (*of*). Le frons, comme toute la face dorsale du crâne, est couvert d'écailles.

Les *pariétaux* (*P*) sont compris entre la suture épiceraniale (ou coronale) et les sutures subgénales ; en arrière, ils sont confondus avec l'occiput.

On peut considérer comme aire occipitale la bande transverse limitée en arrière par la suture postoccipitale et, en avant, par une ligne virtuelle parallèle à celle-ci, passant par l'extrémité postérieure de la suture coronale. Chaque pariétal porte un œil composé de douze ommatidies dont les cornéules apparaissent sous forme de petits hémisphères tangents les uns aux autres. Remarquons qu'il n'y a pas d'ocelles.

On peut distinguer plusieurs régions dans chaque pariétal : entre la partie postérieure de l'œil et la suture coronale : le *vertex* ; entre l'œil et la suture subgénale : la *géné* (*ge*) ; en arrière de l'œil : la postgéné (*pge*). Chaque pariétal porte, outre des écailles, trois touffes de fortes soies : les soies pariétales (*sP*), juste en arrière de l'extrémité libre de la suture postfrontale ; les soies préoculaires (*spo*), médialement à la portion

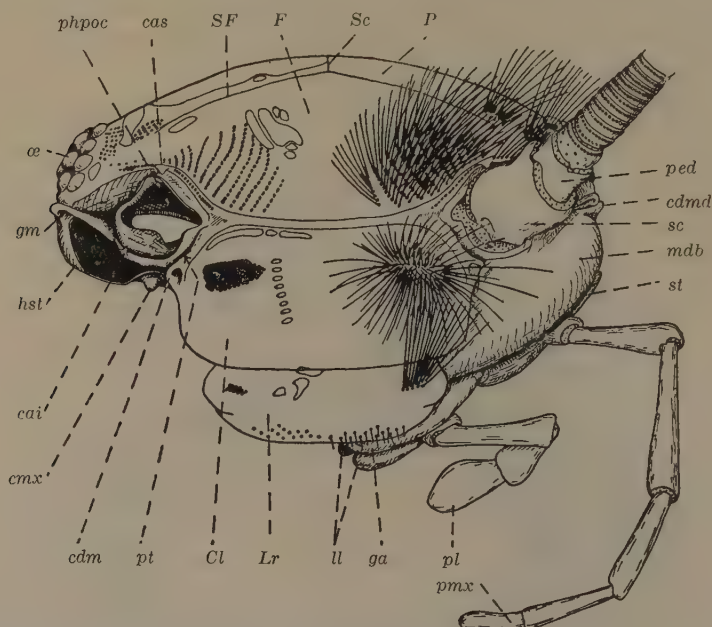


Fig. 4. — La tête, vue de face. A gauche, les appendices ont été enlevés, les soies figurées par leurs seules insertions pour permettre l'indication des insertions musculaires. Soies et insertions musculaires ne sont pas notées. On les reconnaîtra facilement par comparaison avec la figure 7. Les parties membraneuses sont en pointillé.

antérieure de l'œil, et les soies supra-oculaires (*sso*), au-dessus de la portion postérieure de l'œil. En outre, on trouve deux lignes de soies le long du bord postéro-supérieur de la suture antenneaire.

Chaque postgéné porte les insertions des muscles abducteurs craniens antérieurs de la mandibule (*abca*), tandis que le vertex porte celles des adducteurs craniens médiaux de la mandibule (*adcm*), des adducteurs craniens latéraux de la mandibule (*adcl*), des suspenseurs du tentorium postérieur (*stp*), des suspenseurs postérieurs du tentorium antérieur (*spot*) et des suspenseurs pariétaux du tentorium antérieur (*spt*).

Le *clypeus* (*Cl*) est situé en avant de la suture épistomale. Il est de forme grossièrement hexagonale, étirée en largeur. Les angles externes, en avant de l'extrémité latérale des prétentorinas, présentent chacun un condyle (*cdm*) pour la glène antérieure de la mandibule.

En avant des extrémités médiales des prétentorinas, deux abondants bouquets de fortes soies garnissent les côtés du clypeus : les soies clypéales (*sC*). Les muscles qui prennent naissance sur lui sont les dilatateurs dorsaux du cibarium (au sens de SNODGRASS) (*dc*), les muscles clypéaux postérieurs du labre (*mCpL*), les dilatateurs dorsaux de la bouche (*db*) et les muscles labraux antérieurs (*mLa*).

Ces trois derniers s'insèrent sur la face inférieure de la crête épistomale.

Le labre (*Lr*) est un large lobe aplati suspendu au clypeus, devant les pièces buccales. Cette suspension, plus ou moins mobile, constitue la suture clypéo-labrale (*SCL*). Sa face interne (ou postérieure, ou ventrale) est en

continuité avec la face interne membraneuse de la région clypéale, avec

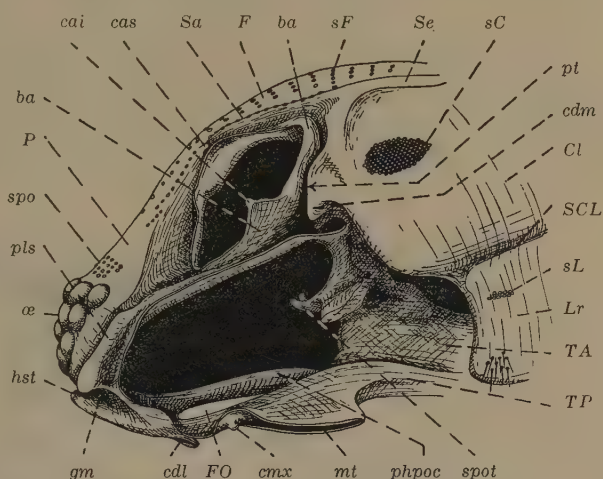


Fig. 5. — Vue antéro-inférieure de la portion latérale du crâne. Les soies ne sont figurées que par leurs insertions.

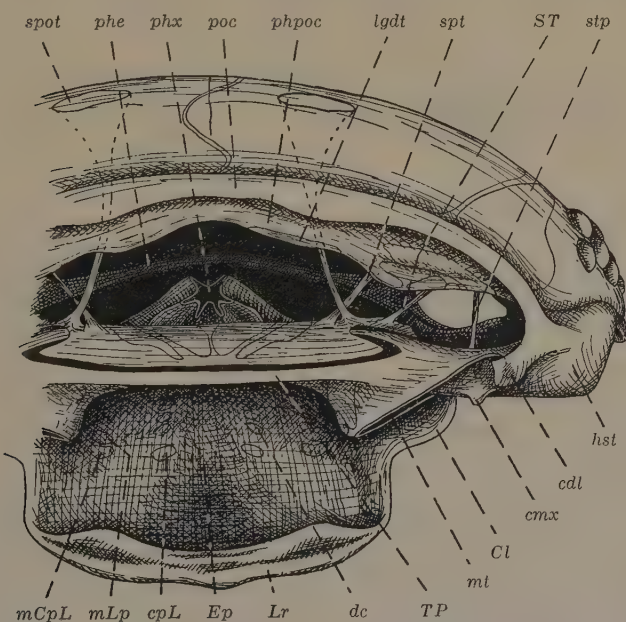


Fig. 6. — Le crâne, vue postérieure partielle. La plupart des insertions musculaires ne sont pas notées. On les reconnaîtra facilement par comparaison avec les figures 7, 8 et 11.

laquelle elle forme ce que (pour des raisons de commodité) nous nommerons l'épipharynx, qui s'étend jusqu'à la bouche. Aucun accident chitineux ne marque cette limite : elle est simplement indiquée par les insertions épipharyngiennes des muscles du clypéo-labre. L'épipharynx (comme l'hypopharynx) n'a rien à voir avec le pharynx ; ce sont simplement les parois de la cavité préorale ou cibarium (*cib*). Le labre ne présente pas de *tormæ* chitineux.

Près de ses angles supérieurs, le labre porte une touffe de soies : les *soies labrales* (*sL*) ; plus médialement, s'insèrent les muscles labraux antérieurs (*mLa*), les réducteurs (*rdL*) et les compresseurs (*cpL*) du labre.

Le *postocciput* (*poc*) est l'étroite marge postérieure du crâne, dont elle est séparée par la suture postoccipitale. Il est en relation directe de continuité avec la membrane collaire et ne présente pas de condyles occipitaux

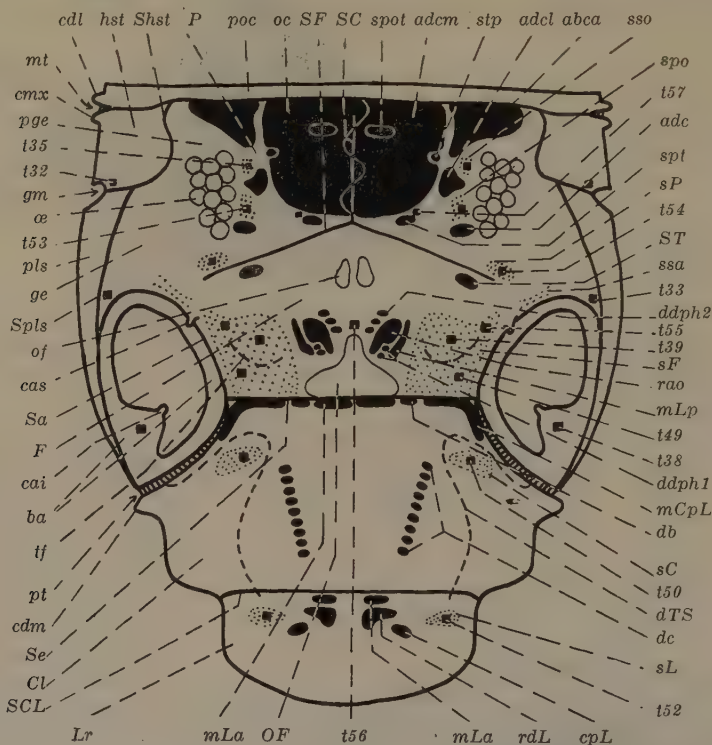


Fig. 7. — Schéma de la surface totale du crâne, supposée développée sur un plan horizontal.

Les aires sétigères sont pointillées ; les aires d'insertions musculaires sont représentées par des taches noires ; les innervations tégumentaires sont repérées par des petits carrés noirs.

(il n'y a pas de sclérites collaires). Les extrémités inférieures du postocciput, en arrière des métatentorinas, présentent non pas des glènes, mais des condyles pour l'articulation du labium (*cdl*).

La *subgèna* qui, anatomiquement, se continue avec la membrane articulaire des gnathes, comprend deux portions : en arrière, l'*hypostoma* (*hst*), assez développé dans le sens vertical et portant le condyle (non une glène) d'articulation de la maxille (*cmx*) ; la portion antérieure de la subgèna est le *pleurostoma*, qui s'étend jusqu'au prétentorina, mais est caché, dans sa région antérieure, par la base antennaire, très développée ventralement. Entre pleurostoma et hypostoma se trouve une région déprimée :

la glène mandibulaire du crâne (*gm*), qui reçoit le fort condyle postérieur de la mandibule.

Les *bases antennaires* (*ba*) sont des sortes de manchons courts, sensiblement normaux à la surface du crâne. Elles sont partiellement logées dans des dépressions des régions jointives du crâne. La région ventrale de la base antennaire, très développée, porte le condyle ventral d'articulation au scape (*cai*). Notons que le crâne de *Thermobia domestica* possède deux condyles antennaires, alors qu'on n'en a jamais signalé qu'un seul chez les Insectes : le ventral (le dorsal chez *Japyx*).

CHAPITRE II

LE CLYPÉO-LABRE

Le squelette a déjà été décrit au chapitre précédent.

A. — Musculature (fig. 7 et '8).

a. MUSCLES FRONTO-LABRAUX. — Muscle labral postérieur (mLp): origine sur le front, médialement à la touffe de soies frontales; insertion sur l'épipharynx, à la limite basale de la face postérieure du labre. Rôle: abaisseur du labre.

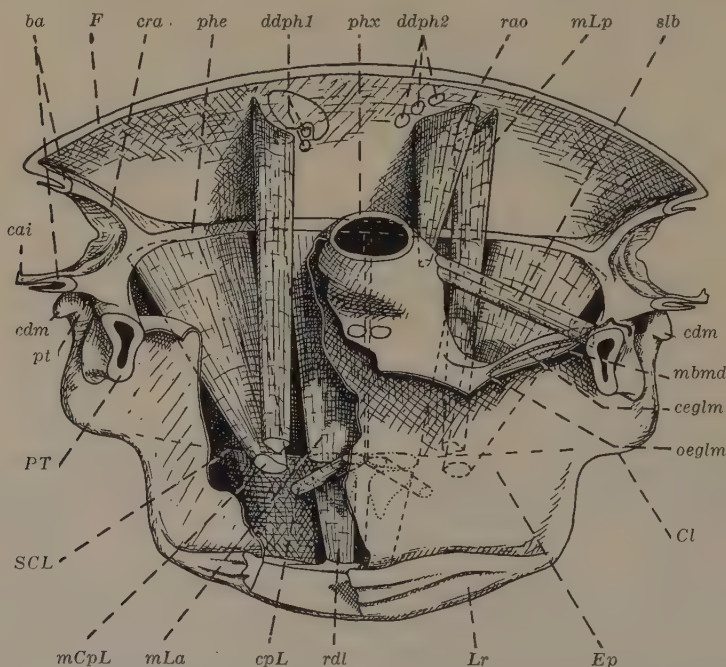


Fig. 8. — La musculature clypéo-labrale. La tête est supposée coupée par un plan vertical transverse passant sensiblement au niveau de la bouche. C'est la portion antérieure qui est représentée, en vue postérieure. Une partie des téguments épipharyngiens a été enlevée. Sous la bouche, les insertions musculaires non notées sont celles des dilateurs ventraux du cibarium (*dvc*).

b. MUSCLES CLYPÉO-LABRAUX. — Les plus puissants du complexe clypéo-labral. — Muscle clypéal postérieur du labre (mCpL): origine sur le bord inféro-latéral de la crête

épistomale; insertion sur le bord postéro-basal du labre, juste au-dessous du précédent, dont il est synergique. — *Muscle labral antérieur (mLa)* : origine sur la crête épistomale (portion médiane), jointivement à son symétrique. Insertions distales, également jointives, sur la base antérieure du labre. Antagoniste du précédent.

c. MUSCLES INTRINSÈQUES DU LABRE. — *Muscles compresseurs du labre (cpL)* : réunissent les faces antérieure et postérieure du labre dans sa région dorsale médiane; insertions postérieures jointives entre les deux muscles *mCpL*; se dirigent vers l'avant et légèrement vers le bas, passant entre les anastomoses qui relient les ganglions épipharyngiens. — *Muscles réducteurs du labre (rdL)* : origine entre les insertions antérieures des muscles *cpL*; insertion sur une petite crête de la région médio-apicale du labre.

B. — Le dissépiment trito-superlingual.

Le dissépiment trito-superlingual (*dTS*, fig. 7, 9 et 10) est une curieuse formation lamellaire réunissant les faces antérieure et postérieure de la région latérale du clypéo-labre, de façon plus ou moins discontinue. Cette formation ne présente pas la même importance chez tous les individus. Nous décrirons son comportement dans les cas les plus complets, qui sont, pour nous, les plus intéressants.

Elle apparaît sur la face postérieure du labre, au niveau de la crête épipharyngienne latérale (*crl*), dont nous parlerons à propos du stomodéum, un peu plus haut que l'insertion labrale du muscle clypéal postérieur du labre (*mCpL*) et latéralement à lui; en avant, elle apparaît un peu au-dessus des soies labrales.

Elle se continue vers le haut sous forme d'une lame à peu près verticale (sa trace sur les téguments clypéaux est représentée figure 7), se prolonge sur les téguments médiaux des bras tentoriaux antérieurs, jusque sous l'insertion des muscles suspenseurs latéraux de la bouche (*slb*). Plus loin, on ne la suit plus. La trace de cette formation lamellaire sur les téguments épipharyngiens est représentée sur nos figures 14, 15 et 70. Cette lame, qui ne touche les parois hypodermiques que d'une façon assez discontinue, de verticale dans la région clypéale, devient sensiblement horizontale à partir du niveau des soies clypéales, étant alors tendue entre la bouche et le bras antérieur du tentorium. Cette lame, quand elle existe à ce niveau, est toujours largement échancrée en arrière pour laisser passer les racines ventrales du ganglion frontal (*RGF*, fig. 10). Dans la région latéro-postérieure de sa portion horizontale, cette lame est tout contre la partie antérieure de la glande mandibulaire, dorsalement à elle.

Au point de vue histologique, notre dissépiment est diploblastique, en

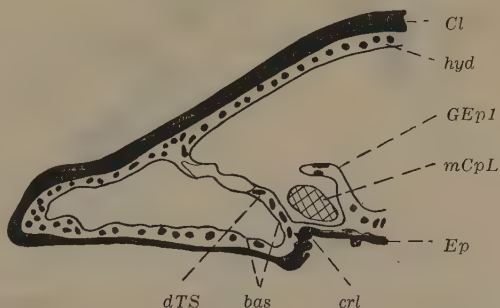


Fig. 9. — Coupe transversale de la région latéro-apicale du clypeus.

ce sens qu'il apparaît sous forme de deux lames parallèles très voisines l'une de l'autre, continues avec la basale hypodermique dont elles ont la structure. Il ne possède aucun rapport avec la cuticule. Entre ces deux feuillets, on trouve du cytoplasme nucléé, dont la répartition est irrégulière ; les noyaux de l'hypoderme se font plus nombreux là où notre dissépiment le rejoint.

L'aspect que présente cette formation est assez variable. Ainsi, là où elle perd ses relations avec l'hypoderme, elle peut ressembler à un canal

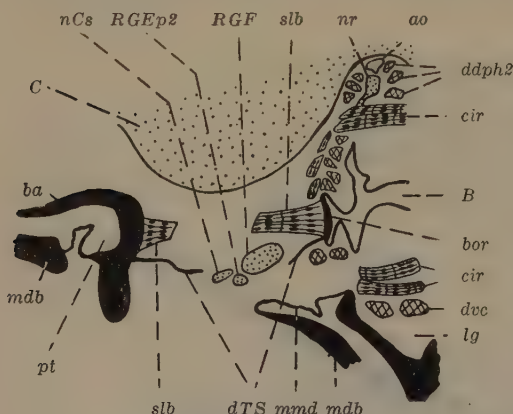


Fig. 10. — Portion de coupe transversale passant sensiblement au niveau de la bouche.

aplati et allongé ; dans sa portion postérieure, entre le tentorium et la bouche, les deux feuillets sont généralement assez étroitement accolés, comme si cette région était fortement comprimée (et nous verrons qu'elle l'est en effet) ; mais toujours on peut interpréter les apparences en les faisant dériver de celles que nous venons de décrire.

Le ligament tenseur que DENIS (1928) a décrit chez les Collemboles est homologue à notre dissépiment, quoique beaucoup moins complet : il

n'en représente que la portion postérieure. Le ligament tentorio-oral des Psoques (BADONNEL, 1934) en représente un stade plus réduit encore. Nous reviendrons à ce sujet au chapitre XIV.

La description anatomo-histologique que nous venons de faire ne justifie pas, à elle seule, le nom de dissépiment que nous donnons à la formation en question, mais, lorsque nous interpréterons les régions clypéo-labrale et stomodéale, nous montrerons que les territoires situés de part et d'autre de cette lame appartiennent à deux métamères différents et contigus, nommément les métamères tritocéphalique et superlingual. Toutefois une difficulté semble subsister : un dissépiment est une formation mésodermique ; or notre dissépiment est en continuité avec l'hypoderme, formation ectodermique. Rappelons alors que certains histologistes considèrent, au moins dans certains cas, les basales tégumentaires comme des dérivés mésodermiques. La comparaison de cette formation avec celles que nous décrirons sous le nom de mésos tentorio-œsophagiens (Voir chap. IV) est instructive à cet égard. Mais, même s'il ne s'agit pas d'un véritable dissépiment au sens habituel du mot (auquel cas son existence serait incompréhensible), il n'en reste pas moins un fait d'une importance capitale pour le morphologiste : la formation en question est une limite intersegmentaire entre les métamères tritocéphalique et superlingual, et c'est à ce titre que nous la nommons dès maintenant dissépiment trito-superlingual.

CHAPITRE III

LE TENTORIUM ET SA MUSCULATURE

(Fig. 11 à 14 et 2, 5, 6, 8, 34, 43, 60.)

Le tentorium de *Thermobia domestica* est du type Ptérygote à mandibules broyeuses. Des invaginations de l'exosquelette cranien forment les quatre bras du tentorium. Chaque bras s'unit à son symétrique en formant une plaque plus ou moins développée : le corps du tentorium, situé entre le tube digestif et la masse sous-œsophagienne. Il s'agit donc de formations creuses dont la cavité peut d'ailleurs devenir virtuelle. Chez *Thermobia*, le tentorium est formé de deux plaques indépendantes : le corps du tentorium antérieur (TA) et le corps du tentorium postérieur (TP) correspondant respectivement aux bras dorsaux ou supratentorials (ST) et aux bras antérieurs ou prétentorials (PT) d'une part et aux bras postérieurs du tentorium ou métatentorials (MT) d'autre part.

A. — Le tentorium antérieur.

Les orifices des invaginations antérieures du tentorium, ou prétentorials (pt), sont très étendus. Chacun d'eux est compris entre la base antennaire d'une part, l'extrémité latéro-inférieure de la suture épistomale, le condyle mandibulaire du crâne et la région antérieure de la membrane articulaire dorsale de la mandibule, d'autre part.

Les prétentorials se dirigent médialement et postérieurement et donnent

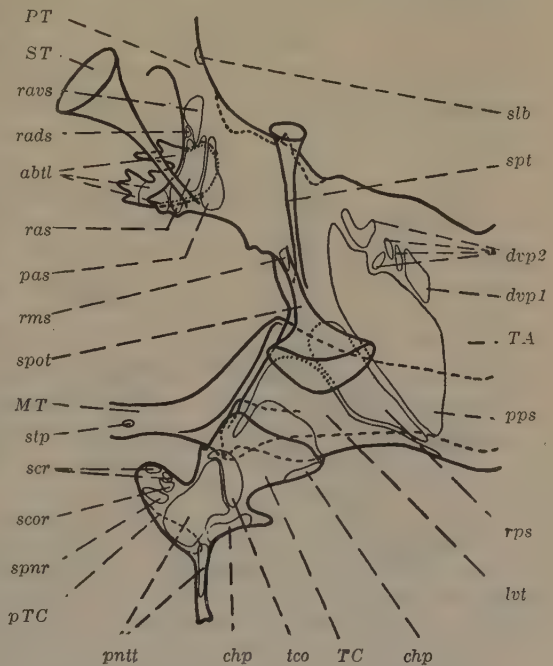


Fig. 11. — Le tentorium et les insertions des muscles tentoriaux, en vue dorsale (la moitié gauche est seule figurée).

une large plaque (corps du tentorium antérieur : *TA*) sensiblement horizontale, assez étendue vers l'arrière, où elle se termine librement.

On constate, notamment au niveau des cornes antérieures et des cornes postérieures (fig. 13), que le tentorium antérieur est fait de plusieurs lames superposées, ce qui dénote déjà la complexité de sa constitution morphologique. Rappelons que DENIS (1928) a décrit, chez les Collemboles, des structures comparables.

Le bras dorsal du tentorium antérieur, ou supratentorium (*ST*), prend naissance au niveau de la corne latéro-antérieure du tentorium antérieur, entre les muscles antennaires *ras* et *pas* (Cf. *infra*), se dirige vers le haut, passe entre les muscles antennaires *rps* et *rms*, puis, plus dorsalement, entre les lobes olfactif et optique du cerveau, tout contre ce dernier. Le supratentorium est une tige chitineuse creuse, mais dont la cavité est virtuelle, formée d'un axe de chitine dure (éosinophile), entourée d'un manchon de chitine molle (fixant le vert Lumière) dont la matrice hypodermique est très mince. Par conséquent, la structure de cette formation est identi-

tique à celle des bras antérieurs et postérieurs du tentorium. Au voisinage des téguments, cette tige squelettique chitineuse prend un aspect fibrotendineux et s'insère sur le crâne par l'intermédiaire d'un plumet de tonofibrilles. Cette zone tonofibrillaire reçoit un filet nerveux (probablement sensoriel) issu du lobe optique. Nous sommes évidemment en présence du bras dorsal du tentorium tel qu'il est connu chez les Ptérygotes.

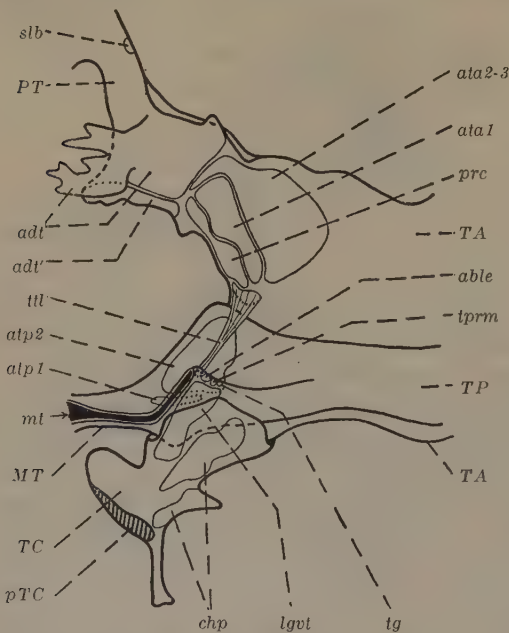


Fig. 12. — Le tentorium et les insertions des muscles tentoriaux, en vue ventrale (la moitié droite est seule figurée).

B. — Le tentorium postérieur.

Les orifices des invaginations postérieures du tentorium, ou métatentorinas (*mt*), sont des fentes transverses situées entre les condyles maxillaires (*cmx*) et labiaux

(*cdl*) du crâne et se prolongent médialement assez loin. Le tentorium postérieur nous apparaît donc dès maintenant (et ce que nous verrons par la suite confirmera cette opinion) comme formé par des invaginations ayant valeur de limite intersegmentaire ventrale maxillolabiale : la face antérieure du tentorium postérieur est maxillaire, sa face postérieure est labiale.

Les métatentorias (*MT*) apparaissent sous forme de plaques verticales transverses. La région dorsale médiale de chaque métatentoria s'épanouit de façon à donner une plaque horizontale transverse impaire (fig. 13) : le corps du tentorium postérieur (*TP*), situé sous la région postérieure du tentorium antérieur. C'est sur les portions latérales de cette plaque métatentoriale que reposent les cornes postéro-latérales du tentorium antérieur, sans entrer en contact avec elles (Cf. *infra*).

C. — Le tentorium collaire (*TC*).

Nous appelons ainsi deux formations tendineuses paires sur lesquelles s'insèrent des muscles thoraciques. Chacune d'elles prend pied sur la portion latéro-ventrale de la membrane collaire sous forme d'une hypertrophie de la basale hypodermique. Chaque pied du tentorium collaire (*pTC*) remonte le long de la face postérieure du labyrinthe du rein labial pour s'épanouir sur la face postérieure du tentorium antérieur. Au moment où ce tentorium collaire tendineux s'accole aux formations squelettiques, on le voit se fondre avec la basale de l'hypoderme tentorial. Dans cet hypoderme, entre la basale et la chitine tentoriales, on trouve de très nombreuses tonofibrilles.

D. — Musculature tentoriale propre.

Elle comprend les muscles suspenseurs du tentorium et les muscles reliant les diverses formations tentoriales entre elles (muscles tentorio-tentoriaux).

a. LES SUSPENSEURS DU TENTORIUM ANTÉRIEUR. — Ils sont au nombre de deux paires, toutes deux postocérébrales, vraisemblablement homologues des tentorio-oculaires et des suspenseurs du tentorium antérieur de *Machilis* (ARGILAS, 1941).

Suspenseur pariétal du tentorium antérieur (spt). — Origine sur le bord latéral du corps tentorial antérieur, sous forme de tendon ; il passe entre les muscles antennaires *rps* et *pps* en se transformant en un véritable muscle, très grêle, mais à striation nettement visible ; puis contre la face postérieure du cerveau, dans le sillon séparant le lobe nuchal du lobe optique. Au voisinage des téguments, il reprend un aspect tendineux et s'insère sur le crâne, derrière la suture postfrontale, juste en avant de l'adducteur cranien médial de la mandibule (*adcm*), par l'intermédiaire d'un bouquet de tonofibrilles. Dans sa région moyenne, le muscle suspenseur pariétal du tentorium antérieur reçoit une innervation d'un nerf très fin (*spt*, fig. 31) issu de la face latérale du corps cardiaque, passant entre la face inférieure du cerveau et la glande mandibulaire.

Suspenseur postérieur du tentorium antérieur (spot). — Origine sur la face dorsale du corps tentorial antérieur, quelque peu antéro-latéralement au précédent. C'est un muscle régressé à l'état de tendon (il tend même, chez certains individus, à se chitiner dans sa portion ventrale) ; il passe dans une échancrure latérale de la glande mandibulaire (fig. 52), pénètre entre les faisceaux du muscle mandibulaire chiasmatique (*adcm*) pour s'insérer sur le crâne, au milieu de la plage d'insertion de *adcm*, par un large bouquet de tonofibrilles.

b. **SUSPENSEURS DU TENTORIUM POSTÉRIEUR (*stp*).** — Une seule paire de muscles régressés, en ce sens que seules leurs portions tentoriales ont un aspect musculaire, à striation assez difficile à voir. Sur la majeure partie de leur trajet, ils apparaissent sous forme de tendons. Origine sur la face latéro-dorsale du métatentorium ; il passe entre les muscles rétracteur médial du cardo (*rm*) et cranio-prémental (*cprm*), puis contre le phragme postoccipital, puis entre les muscles mandibulaires *abca* et *adcm* pour s'insérer finalement, par l'intermédiaire de tonofibrilles, sur la marge externe de la plage d'insertion du chiasmatique mandibulaire, échancrée à ce niveau.

Nous n'avons jamais pu trouver d'innervation aux muscles suspenseurs du tentorium postérieur, ce qui n'a rien d'étonnant, puisqu'ils sont très régressés.

c. **MUSCLES TENTORIO-TENTORIAUX.** — Il n'y en a qu'une seule paire qui soit nette : c'est celle dont nous parlerons tout d'abord.

Muscles tentorio-tentoriaux longs (ttl). — Ce sont deux muscles étroits issus du bord ventro-latéral du tentorium antérieur, immédiatement en arrière de l'insertion tentoriale des muscles maxillaires *prc* et *ata1* et aboutissant sur la face antérieure médiale du tentorium postérieur, tout contre le muscle maxillaire *atp1*.

Nous n'avons pas pu mettre en évidence l'innervation de ces muscles. Leur appartenance au métamère maxillaire ne fait cependant aucun doute, étant donné que leurs deux extrémités s'insèrent en compagnie de groupes musculaires maxillaires appendiculaires, sur des territoires tentoriaux non surchargés myologiquement. De plus, ils sont contenus tout entiers dans le domaine maxillaire. Il s'agit donc évidemment de longitudinaux ventraux du métamère maxillaire.

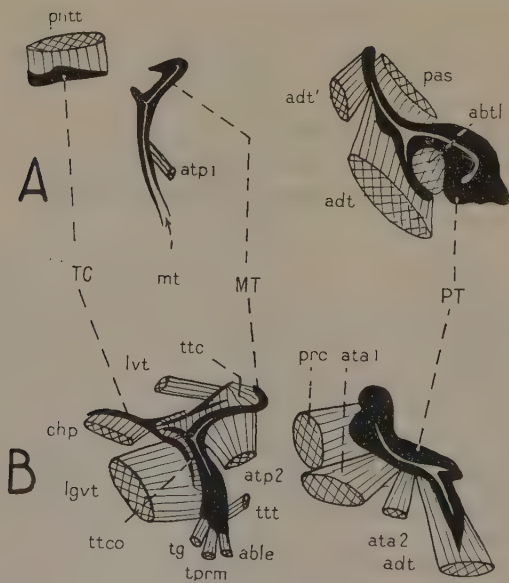


Fig. 13. — Deux coupes schématiques longitudinales parasagittales du tentorium, latérales par rapport au corps tentorial. Les coupes sont distantes de 80 microns ; A est la plus latérale.

Muscle tentorio-tentorial court (ttc, fig. 13 ; sans notation, fig. 60). — Nous avons vu que la région postérieure du tentorium antérieur repose sur le tentorium postérieur. Les faces en regard de ces deux plaques tentoriales sont réunies l'une à l'autre par une large nappe de tonofibrilles, à peu près normales au plan tentorial, occupant, avec l'hypoderme matriciel, l'étroit espace compris entre les deux plaques tentoriales. Il ne nous semble possible d'interpréter ces tonofibrilles que comme un muscle, ou, plus exactement, comme deux muscles paires régressés, réduits à l'état tonofibrillaire, comme nous en connaissons notamment dans le labium de *Thermobia* et celui de *Machilis* (CHAUDONNERET, 1948).

Muscle tentorio-tentorial collaire (ttco, fig. 13-B). — Nous avons signalé plus haut la

présence de tonofibrilles dans la couche hypodermique qui sépare les tentoriums collaire et postérieur. Or, dans la couche hypodermique de la membrane collaire, au niveau des pieds du tentorium collaire, il n'existe pas de tonofibrilles. Celles que l'on trouve entre le tentorium collaire et le tentorium postérieur ne peuvent donc se comprendre que si on voit en elles les vestiges de muscles comparables au tentorio-tentorial court. Des raisons d'ordre théorique, que l'on comprendra aisément plus loin, nous conduisent également à conclure que les tonofibrilles reliant les tentoriums collaire et postérieur représentent bien un muscle régressé du fait du rapprochement des deux formations tentoriales en question : le muscle tentorio-tentorial collaire.

Remarquons que la musculature tentoriale nous montre divers stades dans la régression des muscles. Ainsi le muscle *spt* est tendineux à ses deux extrémités ; son extrémité tentoriale ne montre pas de tonofibrilles : le tendon prend insensiblement un aspect chitineux ; le muscle *stp* est presque complètement tendineux : seule sa portion tout à fait inférieure a conservé un aspect musculaire, bien qu'ayant pratiquement perdu sa striation ; le muscle *spot* est complètement tendineux et montre une nette tendance à la chitinisisation. Enfin, par régression suivant une voie un peu différente, un muscle peut être réduit à l'état de tonofibrilles s'il est très court (*ttc*, *ttco*). Il faut donc être très prudent dans l'interprétation des formations tendineuses : on peut en effet avoir affaire à une formation primitivement musculaire ou primitivement endosquelettique (*TC*, extrémité craniale de *ST*).

E. — Musculature tentorio-thoracique et tentorio-appendiculaire céphalique.

Nous ne ferons que signaler les insertions tentoriales des muscles tentorio-appendiculaires, car ils seront décrits ultérieurement.

a. Le tentorium collaire reçoit uniquement des muscles d'origine thoracique : dorso-ventraux (*scr*, *scor*, *spnr*, *pntt*, *tco*) sur sa face dorso-postérieure ; des chiasmiques des pattes prothoraciques (*chp*) et des longitudinaux ventraux prothoraciques (*lgt*) sur sa face ventrale. Tous sont innervés par des branches issues du nerf intercalaire.

b. Le tentorium postérieur donne insertion, sur sa face postérieure, à une partie des muscles longitudinaux ventraux prothoraciques *lgt* que nous venons de mentionner ; en outre, il reçoit, sur la région inférieure de cette même face, les muscles labiaux *tg*, *tprm*, *able*, innervés par des nerfs issus du seul neuromère labial. La face antérieure du tentorium postérieur reçoit les muscles maxillaires *atp1* et *atp2*.

c. Le tentorium antérieur donne insertion, sur la face ventrale de ses cornes antérieures, aux muscles maxillaires *prc*, *ata1*, *ata2* et *ata3*. La face ventrale de la région de jonction entre tentorium antérieur et bras antérieur du tentorium reçoit les muscles mandibulaires *adi* et *adi'* et, latéralement, le muscle mandibulaire *abl*. L'insertion tentoriale de ce muscle mérite de retenir un instant notre attention : à ce niveau, le bras antérieur du tentorium présente un renflement latéral limité dorsalement et ventralement par deux crêtes laminaires. C'est au fond de cette excavation que s'insère le muscle en question. On a nettement l'impression que le tentorium est formé

de plaques superposées (comme nous l'avons déjà fait remarquer plus haut) et que le muscle *abil* est coïncé entre deux d'entre elles. Ceci est à retenir pour plus tard. Sur la face dorsale du bras antérieur, en avant du supratentorium, s'insèrent les muscles antennaires, *ravs*, *rads*, *ras*, *pas*. Le pied chitineux du suspenseur postérieur du tentorium antérieur reçoit, sur sa face externe, le muscle antennaire *rms*.

Le corps du tentorium antérieur reçoit dorsalement, d'avant en arrière, les insertions isolées des dilatateurs ventraux postérieurs du pharynx (*dvp2*) et l'insertion des dilatateurs ventraux antérieurs du pharynx (*dvp1*) et des dilatateurs ventraux du cibarium (*dvc*) (l'ensemble est noté *dvp1* sur notre figure 11) ; les plus antérieurs s'insèrent plus médialement et les plus postérieurs plus latéralement. Le corps du tentorium antérieur reçoit encore les insertions des muscles antennaires *rps* et *pps* et, enfin, deux importants faisceaux longitudinaux ventraux prothoraciques notés *lv*. Pourtant une faible proportion des fibres qui constituent ces derniers s'insèrent sur le bord antéro-supérieur du tentorium collaire.

Remarquons, et nous aurons l'occasion de faire état de cette remarque, que les insertions des dilatateurs ventraux du pharynx et du cibarium dessinent sur le corps tentorial un V à pointe dirigée vers l'arrière, sur la ligne sagittale. Il en est de même des muscles *pps* et *rps*.

CHAPITRE IV

LE STOMODÉUM ET SA MUSCULATURE

(Fig. 14, 15 et 7, 8, 11, 54, 55, 60.)

Le tube stomodéal a, dans sa portion pharyngienne, une section en forme d'étoile à huit branches, dont les pointes, saillantes dans la cavité céphalique, correspondent naturellement à des crêtes longitudinales. Sur sa face dorsale, on voit donc deux crêtes longitudinales médiales (*crm*) et deux crêtes longitudinales latérales (*crl*). Ces deux paires de crêtes se poursuivent en divergeant en avant de la bouche sur la paroi épipharyngienne, jusqu'au niveau de la base du labre. Ventralement, l'aspect du tube stomodéal est le même, mais les crêtes longitudinales s'estompent au niveau de la bouche, là où commence l'hypopharynx. Les bras oraux du suspensorium hypopharyngien (*bor*) flanquent les deux côtés de la région buccale du stomodéum.

En suivant la nomenclature de SNODGRASS, nous désignerons sous le nom de cibarium l'espace compris, en avant de la région buccale, entre l'hypopharynx et l'épipharynx.

A. — Musculature.

a. DILATATEURS DORSAUX DU CIBARIUM (dc). — Ils s'insèrent par paires, d'une part sur le prolongement des crêtes longitudinales médiales (sauf la paire la plus antérieure, qui est un peu plus médiale) et, d'autre part, sur le clypeus, suivant deux rangées verticales. On compte, de chaque côté, neuf muscles, dont les deux plus postérieurs s'insèrent ensemble sur l'épipharynx.

b. DILATATEURS VENTRAUX DU CIBARIUM (dvc). — Anatomiquement et morphologiquement, ils font partie des dilatateurs ventraux du pharynx, dont ils représentent la paire la plus antérieure. Ils s'insèrent d'une part l'un contre l'autre sur la région la plus postérieure de l'hypopharynx (donc dans un domaine nettement hypopharyngien) et, d'autre part, sur la face antéro-supérieure du tentorium, par un tendon commun aux dilatateurs ventraux antérieurs du pharynx (*dvp1*) du même côté. Ils passent entre les deux commissures (*c1* et *c2*, fig. 60) qui relient les bases du collier péripharyngien. Ces deux muscles sont parfaitement homologues des superlinguaux de DENIS (Collemboles). On comprendra plus tard pourquoi nous ne leur conservons pas cette dénomination. On les retrouve chez beaucoup d'Insectes.

c. DILATATEURS DE LA BOUCHE. — Muscles dorsaux et latéraux (*db*, *rao* et *slb*) s'insérant sur la région antérieure du stomodéum, entre le pharynx

et l'épipharynx. Leur comportement spécial les distingue immédiatement des dilateurs dorsaux du pharynx et de l'épipharynx. Leurs insertions stomodéales déterminent la trace du plan buccal, autant que l'on puisse parler de « plan » pour une surface gauche. On imaginera facilement cette trace sur nos figures 14 et 15 en joignant les insertions stomodéales des muscles notés *db*, *rao*, *slb* et en prolongeant cette ligne ventralement jus-

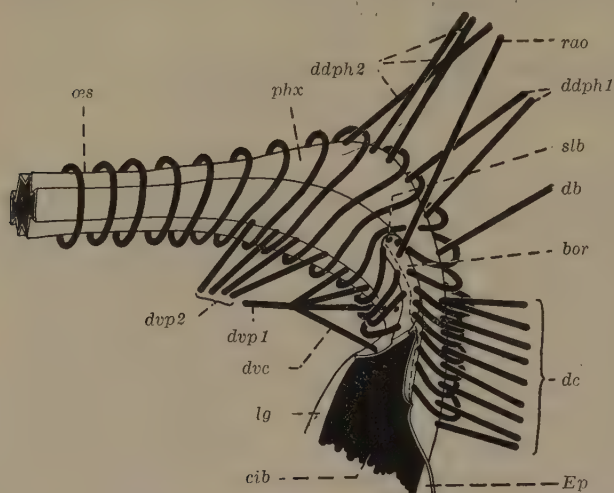


Fig. 14. — Schéma du stomodéum et de sa musculature, en vue latérale. Les faisceaux musculaires longitudinaux dorsaux et leurs dérivés ne sont pas figurés. En pointillé, sur le bras oral du suspensorium : le disséminé trito-superlingual. Les extrémités tentoriales des dilateurs ventraux du cibarium et du pharynx ont été quelque peu déplacées pour plus de clarté.

qu'à la naissance de l'hypopharynx. Ainsi, dans son ensemble, le « plan » buccal a la forme d'un dièdre à angulation postérieure fortement marquée, dont l'arête horizontale passe sensiblement au niveau de l'extrémité postérieure des bras oraux du suspensorium hypopharyngien.

Dilateurs dorsaux de la bouche (db). — Origine sur la face antérieure de la crête épistomale, latéralement aux muscles labraux antérieurs. Insertion stomodéale sur la crête longitudinale mé-

diale de la région supérieure de la limite antérieure du pharynx.

Les rétracteurs des angles buccaux (*rao*) partent du frons, passent entre le cerveau et la région latérale de l'organe frontal médian, se dirigent vers le bas et l'arrière pour s'insérer sur le bras oral du suspensorium hypopharyngien.

Les susenseurs latéraux de la bouche (*slb*) sont sensiblement horizontaux. Ils relient les extrémités postérieures des bras oraux du suspensorium hypopharyngien, en arrière des précédents, aux faces médiales des racines des bras antérieurs du tentorium.

d. LES DILATATEURS DORSAUX DU PHARYNX. — Il s'agit de cinq paires de muscles précérébraux que nous diviserons en deux groupes d'après la position de leurs insertions craniennes.

Les dilateurs dorsaux antérieurs du pharynx (*ddph1*) relient le frons antéro-latéralement aux rétracteurs des angles buccaux, médialement aux muscles labraux postérieurs, à la crête longitudinale dorsale médiale du pharynx, en arrière des dilateurs dorsaux de la bouche. Il y en a deux paires.

Les dilateurs dorsaux postérieurs du pharynx (*ddph2*) sont les trois autres paires. Ils relient le frons, contre la face postéro-médiale des rétracteurs des angles buccaux, aux crêtes longitudinales dorsales médiales du pharynx, en arrière des précédents. Il est à noter (à simple titre de curiosité) que le plus postérieur des *ddph2* sur le pharynx est le plus antérieur sur le frons. Il croise les précédents médialement.

e. LES DILATATEURS VENTRAUX DU PHARYNX. — Nous diviserons également en deux groupes ces sept paires de muscles tentorio-stomodéaux d'après leur mode d'insertion sur le tentorium. Rappelons que leurs insertions sur la face antéro-dorsale du tentorium dessinent un V à pointe postérieure, les plus antérieurs des dilatateurs ventraux du pharynx s'insérant sur la pointe du V, les plus postérieurs aux extrémités libres des branches du V.

Les dilatateurs ventraux antérieurs du pharynx (dvp1). — Trois paires dont les deux plus postérieures s'insèrent sur la crête longitudinale ventrale latérale du pharynx, la plus antérieure entre cette crête et le bras oral du suspensorium hypopharyngien. Les muscles d'un même côté s'insèrent sur le tentorium par l'intermédiaire d'un unique tendon qui leur est commun, ainsi qu'au dilatateur ventral du cibarium (*dvc*).

Les dilatateurs ventraux postérieurs du pharynx (dvp2). — Quatre paires, dont les trois plus antérieures s'insèrent sur la crête longitudinale ventrale latérale du pharynx, en arrière des précédents, et la quatrième un peu plus dorsalement. Nous avons décrit plus haut leurs insertions tentorales.

f. MUSCULATURE CIRCUMSTOMODÉALE. — Elle est très complexe et ses éléments sont étroitement accolés les uns aux autres. Par conséquent, elle est particulièrement difficile à étudier. Nous espérons pourtant être arrivé à la débrouiller.

Musculature circulaire et semi-circulaire. — Dans la région œsophagienne, la musculature circulaire est simple : elle forme des anneaux plans dont l'axe coïncide avec celui du tube digestif. On note toujours sur la ligne sagittale ventrale une sorte d'épaississement transverse chromophile qui traverse tout le muscle circulaire, comme s'il dérivait d'un muscle transverse qui, après s'être incurvé, aurait soudé ses extrémités. Plus en avant, dans la région pharyngienne, le plan des anneaux musculaires s'incline vers le haut et vers l'avant d'une façon d'autant plus prononcée qu'ils se trouvent à un niveau plus antérieur du pharynx. Les muscles circulaires pharyngiens antérieurs (par exemple à partir de ceux qui passent entre les muscles *dvp1* et *dvp2*, d'une part, et au niveau des *ddph1*, d'autre part) sont constitués par des anneaux gauchis, les plans qui contiennent leurs moitiés supérieures formant avec ceux qui contiennent leurs moitiés inférieures un dièdre obtus à arête postérieure ; la valeur angulaire de ce dièdre diminue à mesure que l'on va vers l'avant du pharynx. Le plus antérieur de ces muscles circulaires pharyngiens arrive, latéralement, au niveau de l'extrémité postérieure du bras oral du suspensorium hypopharyngien. En avant de cette région, on ne trouve plus de muscles circulaires, mais des muscles semi-circulaires, les uns dorsaux, les autres ventraux. Ils s'insèrent de part et d'autre, les dorsaux sur le bord dorsal, les ventraux sur le bord ventral du bras oral du suspensorium. L'angulation que nous avons signalée entre les parties dorsales et ventrales des muscles circulaires pharyngiens s'accroît encore d'un muscle semi-circulaire dorsal au semi-circulaire ventral correspondant, et ceci d'autant plus que l'on se dirige vers l'avant et le bas. Les muscles semi-circulaires ventraux ne dépassent pas vers l'avant les dilatateurs ventraux du cibarium ; les muscles semi-circulaires dorsaux se retrouvent jusque derrière le premier muscle dilatateur dorsal du cibarium.

En somme, on a nettement l'impression (et nous verrons plus loin que cette impression correspond à la réalité) que la région buccale est fortement comprimée : tout se passe comme si les bras oraux du suspensorium avaient été poussés à force vers l'arrière, dans l'axe du tube stomodéal,

à la manière d'un coin, rompant les premiers muscles circulaires (ce qui donne les semi-circulaires) et pliant ceux qui les suivent immédiatement. Cette configuration doit être retenue pour plus tard.

Musculature longitudinale-circulaire (fig. 15). — De chaque côté du stomodéum, sous les muscles circulaires et semi-circulaires dorsaux, dans les régions pharyngienne et

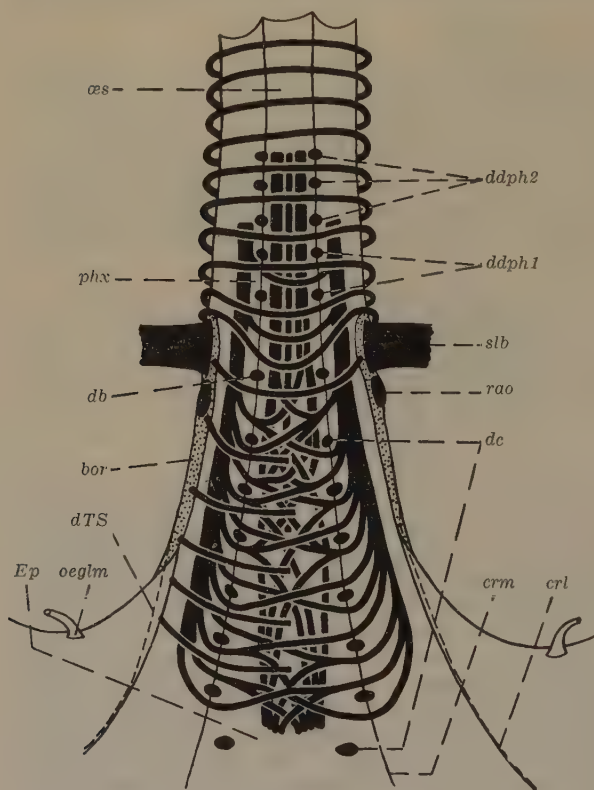


Fig. 15. — Schéma du stomodéum en vue dorsale. L'axe du stomodéum est supposé redressé (comparer avec la figure précédente). Pour rendre le schéma plus lisible, on n'a pas figuré tous les dilatateurs dorsaux du cibarium. La musculature semi-circulaire épipharyngienne n'est représentée que sur la gauche de la figure.

verses, mais ces anses forment une sorte de tissage entre les dilatateurs dorsaux du cibarium. Par exemple, le faisceau droit longitudinal latéral envoie une fibre entre le muscle *db* et le muscle *dc* le plus postérieur droits ; elle se poursuit vers l'avant et la gauche, passe entre les dernier et avant-dernier dilatateurs cibariaux dorsaux gauches, puis se recourbe vers l'arrière pour s'intégrer au faisceau longitudinal latéral gauche. Les mêmes dispositifs se reproduisent à partir du faisceau latéral gauche. Les deux anses symétriques se croisent donc dans le plan sagittal. Les mêmes dispositifs se reproduisent vers l'avant jusqu'à épuisement des faisceaux longitudinaux latéraux, les anses croisées les plus antérieures passant entre les deux premières paires de dilatateurs cibariaux dorsaux.

épipharyngienne postérieure, on trouve, entre les crêtes longitudinales dorsales latérale (*crl*) et médiale (*crm*), un faisceau musculaire longitudinal de moins en moins important à mesure que l'on se dirige vers l'avant. Ce faisceau s'insère sur le stomodéum, en arrière seulement, au niveau de l'espace séparant les *ddph1* des *ddph2*. Dans la région pharyngienne, les faisceaux longitudinaux latéraux échangent des fibres de façon simple : ils sont réunis par des anses musculaires à concavité postérieure. Mais, en avant de la bouche, c'est-à-dire à partir des muscles *db*, les choses se compliquent. [Notons que cette modification soudaine de la structure de la tunique musculaire à ce niveau est un argument de plus pour placer la bouche vraie là où nous l'avons placée (Cf. *supra*). Tout ce qui nous reste à dire sur la musculature du tube digestif confirme notre façon de voir.] En avant de la bouche, nos deux faisceaux longitudinaux latéraux échangent encore leurs fibres : ils sont encore réunis par des anses trans-

Il existe encore un système complexe de trois faisceaux longitudinaux médians (un antérieur et deux postérieurs), situés entre les deux crêtes longitudinales médiales dorsales.

Le faisceau antérieur s'insère sur l'épipharynx, dans l'espace compris entre les deux premiers dilatateurs dorsaux du cibarium. Il se dirige vers l'arrière, croise ses fibres dans le plan sagittal et les mêle à celles des anses transverses réunissant les deux faisceaux longitudinaux dorsaux latéraux. Le dispositif que nous décrivons ne dépasse pas, vers l'arrière, le niveau de la bouche tel que nous l'avons fixé, c'est-à-dire les dilatateurs dorsaux de la bouche (tous les éléments musculaires en question ne sont pas représentés sur notre figure 15).

Le faisceau longitudinal médian postérieur s'insère sur le pharynx entre les muscles *ddph2* les plus postérieurs. Comme le faisceau longitudinal médian antérieur, ce faisceau postérieur, qui se dirige vers l'avant, croise ses fibres dans le plan sagittal et les mêle à celles des anses réunissant les deux faisceaux longitudinaux latéraux. Ce mélange des fibres ne commence qu'en avant des muscles *db*, c'est-à-dire en avant de la bouche, pour se poursuivre jusqu'au milieu de la série des dilatateurs dorsaux du cibarium.

Enfin, le troisième faisceau longitudinal médian dorsal, que nous qualifierons de profond, est beaucoup plus faible que les autres ; il est situé sous le précédent et s'insère, vers l'arrière, en même temps que lui. Il se poursuit vers l'avant, parallèlement à l'axe stomodéal, pour s'insérer sur l'épipharynx, un peu en arrière du niveau de la série des dilatateurs dorsaux du cibarium.

En résumé, la tunique musculaire du stomodéum comprend des éléments circulaires et longitudinaux, disposés en un système fort complexe. Les angles buccaux, renforcés par les bras oraux du suspensorium hypopharyngien, refoulent vers l'arrière les éléments de la tunique musculaire circulaire.

L'inclinaison des muscles circulaires sur l'axe stomodéal change de valeur dans la région de transition entre pharynx et œsophage.

Au niveau de la bouche, la musculature circumstomodéale présente des modifications très nettes.

La bouche est suspendue par trois paires de muscles dorsaux (*db*, *rao*, *slb*).

Le pharynx possède des dilatateurs dorsaux précérébraux frontaux (*ddph1* et *ddph2*) et des dilatateurs ventraux tentoriaux (*dvp1* et *dvp2*).

Le cibarium possède des dilatateurs dorsaux clypéaux (*dc*) et ventraux tentoriaux (*dvc*).

B. — Les mésos tentorio-stomodéaux.

Un système lamellaire complexe est tendu entre l'œsophage et la partie médiane postérieure du tentorium antérieur, au niveau des muscles tentorio-antennaires les plus postérieurs. Il est situé en arrière de la branche ventrale de l'aorte.

Tout à fait en arrière de la région mentionnée, on voit, à partir de la basale de l'hypoderme tentorial (dont elle reproduit la structure en double exemplaire), monter une lame diploblastique (*meD*, fig. 16-D) jusqu'aux muscles circulaires du stomodéum, avec le sarcolemme desquels elle se fusionne. Un peu plus vers l'avant, les deux feuillets constituant cette lame

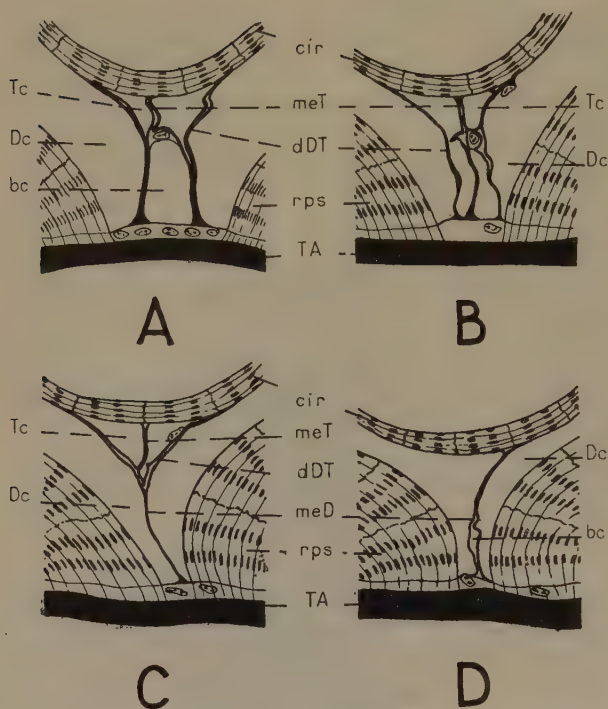


Fig. 16. — Portions de coupes transversales au niveau des mésos tentorio-stomodéaux. La coupe A est la plus antérieure, D la plus postérieure. L'œsophage lui-même n'est pas figuré, mais seulement la portion ventrale de ses muscles circulaires.

Au niveau où les deux feuillets constituant la lame notée *meD* sont séparés seulement dans leur région dorsale, on retrouve, dans l'espace médian laissé libre, la formation lamellaire *meT*, dont les deux feuillets, qui ont naturellement perdu tout contact avec le tentorium, se réfléchissent latéralement et vers le haut, sur la face médiale des feuillets de *meD*, jusqu'à se souder à nouveau au sarcolemme de la gaine musculaire circulatoire stomodéale.

L'aspect reproduit en D sur notre figure 16 fait immédiatement songer à un méso constitué par les deux faces viscérales de deux sacs coelomiques symétriques. Les deux feuillets qui constituent ce méso relient le tube digestif au tentorium, qui a valeur d'apodème sternal.

s'écartent, d'abord au niveau du tube digestif, puis, progressivement, jusqu'au niveau du tentorium. Au milieu de l'espace ainsi laissé libre, on voit, en avant, une seconde formation identique à la première (*meT*, fig. 16) relier, dans le plan sagittal, l'œsophage au tentorium. Les feuillets constituant cette seconde formation diploblastique peuvent se décoller plus ou moins (*meT*, fig. 16 A), notamment vers le bas, pour venir s'accoler aux feuillets séparés de la première formation décrite, laissant un espace médian libre, noté *bc* (blastocœle) sur notre figure 16 A.

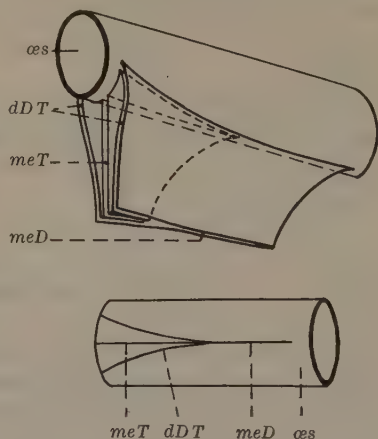


Fig. 17. — Les mésos et les dissépinements tentorio-stomodéaux. En haut, reconstitution schématique ; en bas, schéma des traces des mésos et des dissépinements sur la face ventrale du stomodaeum. Dans les deux figures, les portions antérieures sont à gauche.

Dorsalement, les feuillets constituant le méso se fusionnent avec le sarcolemme des muscles circulaires œsophagiens, qui sont des dérivés de la paroi coelomique. Ventralement, ces feuillets se fusionnent avec la basale de l'hypoderme tentorial, basale qui, nous l'avons vu, peut être interprétée comme un dérivé mésodermique. Ainsi, les espaces situés de part et d'autre de ce méso et notés *Dc* représentent deux sacs coelomiques affrontés sagittalement.

On peut aisément interpréter de la même façon, en les rapportant à un métamère contigu, le méso noté *meT* et les espaces notés *Tc* qui représentent les coelomes correspondants. Ces coelomes se terminent en pointe vers l'arrière, ce qui est en parfait accord avec les données embryologiques de HEYMONS sur *Lepisma*. La lame diploblastique *dDT* a donc valeur d'un dissépiment entre les deux paires de sacs coelomiques signalés. La trace de cette limite intersegmentaire sur le tube digestif a la forme d'un V à pointe postérieure. Rappelons que nous avons trouvé cette même figure sur le tentorium, dessinée par les muscles qui s'insèrent sur sa face dorsale. On aura une idée d'ensemble sur les formations que nous venons de décrire en consultant les schémas de la figure 17. Ce que nous verrons en interprétant la région stomodéale (chap. XV) nous prouvera que les formations en question doivent effectivement être interprétées comme des mésos et des dissépiments.

CHAPITRE V

LE SYSTÈME NERVEUX

Comme chez tous les Insectes, le système nerveux céphalique central de *Thermobia* comprend, schématiquement, un cerveau et une masse sous-œsophagienne reliés par les connectifs du collier péripharyngien. L'aspect de ce système nerveux est encore assez primitif, les divers neuromères n'ayant pas été trop condensés, ni leur aspect altéré par une élongation de la tête, un trop grand développement des yeux ou autres organes ou toute autre modification.

A. — Le cerveau (fig. 21 à 24).

a. ANATOMIE. — Le cerveau des Lépismes a déjà été étudié par des histologistes en renom (HANSTROM, DE LERMA...), mais leurs données sont très incomplètes pour le morphologiste.

Nous ne reprendrons pas la description de l'histologie fine de cet organe, renvoyant simplement le lecteur à ces auteurs de grand mérite. Nous ne ferons que décrire la topographie et rappeler les faits sur lesquels nous fonderons nos interprétations.

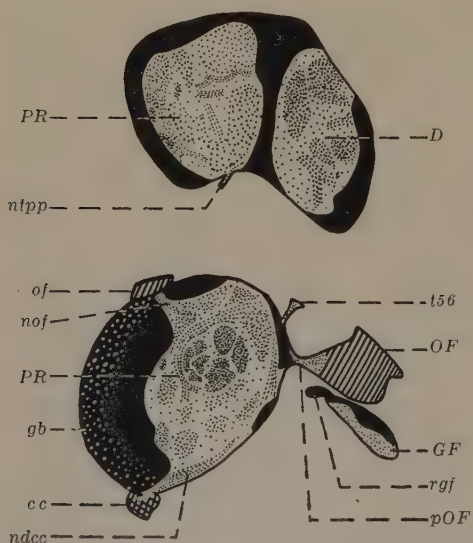


Fig. 18. — Le cerveau. Coupes longitudinales schématiques. En haut, coupe latérale ; en bas, coupe sensiblement sagittale. En noir : le revêtement cellulaire du cerveau.

(*Onychiurus* par exemple : DENIS, 1928).

Le revêtement ganglionnaire est intéressant à considérer. Chaque gan-

gion est, schématiquement, constitué par une masse de neuropile entouré d'un revêtement de cellules ganglionnaires. Cette structure se retrouve assez aisément dans le cerveau de *Thermobia domestica*, ainsi que le montrent les figures 18 et 19. Le cerveau proprement dit comprend deux neuromères connus sous les noms de proto et deutocérébrum (nous discuterons au chapitre XIII la valeur du protocérébrum). Schématiquement, le premier (PR) occupe la face postéro-dorsale et le second la face antéro-ventrale du cerveau (fig. 20). Les commissures correspondantes sont suprapharyngiennes. Le revêtement ganglionnaire des lobes nucaux est lui-même recouvert par une importante couche de globuli (gb, fig. 18).

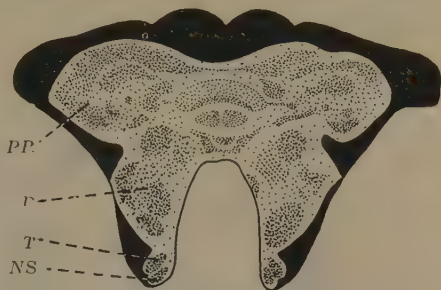


Fig. 19. — Le cerveau. Coupe transversale très inclinée vers le bas et l'avant, intéressant les quatre premiers neuromères du système nerveux central. En noir : le revêtement cellulaire.

b. NERFS ISSUS DU CERVEAU. —

Nerf optique (o). — C'est le prolongement du lobe optique. Il se dirige latéralement et obliquement vers l'arrière, vers la masse oculaire et, avant d'y pénétrer, il forme un faisceau de douze branches individualisées pour les douze ommatidies constituant l'œil composé. A la base de ce nerf, on reconnaît une *medulla interna*, une *medulla externa* et une *lamina ganglionaris*, visibles sur notre figure 24 (sans notations).

Nerf des soies préoculaires (t53). — C'est un court rameau nerveux assez inattendu : il sort dorsalement de la partie antérieure distale du nerf optique.

Nerf des soies pariétales (t54).

— Il émerge dorsalement du protocérébrum un peu médialement au départ du nerf optique.

Nerf du bras dorsal du tentorium (ST), déjà signalé. Court rameau nerveux émergeant de la face dorso-antérieure latérale du lobe optique et se rendant aux tonofibrilles terminant cranialement le bras dorsal du tentorium antérieur.

Nerf protocérébral des soies frontales (t55).

— Il sort de la face antéro-dorsale du lobe optique, à faible distance du sillon latéro-transverse séparant le lobe optique du lobe olfactif. Il innerve la région postéro-latérale des soies frontales et envoie une anastomose au nerf deutocérébral des soies frontales.

Nerf de l'organe frontal latéral (of). — Les organes frontaux latéraux sont

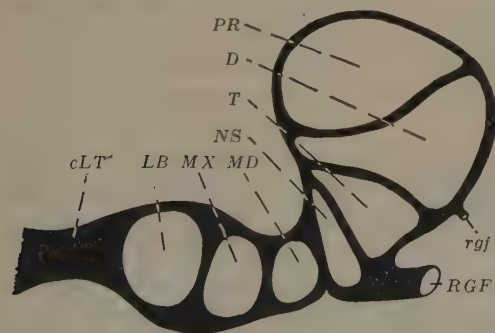


Fig. 20. — Schéma de la topographie morphologique des centres nerveux céphaliques.

en position paramédiale entre le frons et la partie moyenne du cerveau sur lequel ils reposent. Leurs nerfs sont donc très courts. On suit cependant leur trajet intercérébral, très nettement visible sur des coupes longitudinales parasagittales (fig. 18).

Nerf protocérébral de l'organe frontal médian (pOF, fig. 23). — L'organe frontal médian est situé entre la face antérieure (deutocérébrale) du cerveau et la région antérieure du frons (et non du labre, comme l'ont dit

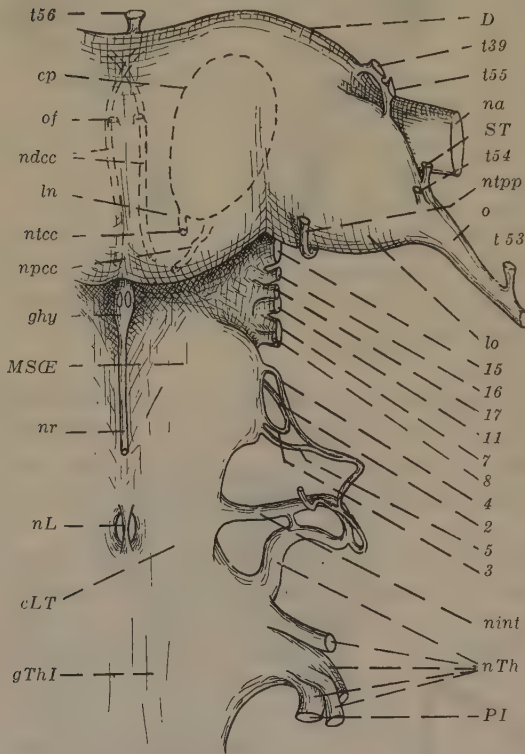


Fig. 21. — Le cerveau et la masse sous-oesophagienne, en vue dorsale. La moitié gauche n'est pas figurée. On remarque, sur le ganglion hypocérébral (*ghv*), la position (sans notation) des anastomoses cardio-sympathiques.

arrière du point d'émergence du précédent, ce nerf impair contourne *pOF* pour sortir du cerveau et se rend au tégument frontal, en arrière de l'organe frontal médian (*t56*, fig. 7).

Nerf tégumentaire protocérébral postérieur (ntpp). — Ce nerf long et fin, très difficile à suivre sur toute sa longueur, sort de la face ventro-antérieure du lobe optique, au niveau de la face postérieure (protocérébrale) de la « cloison » de cellules ganglionnaires séparant le proto du deutocérébrum (fig. 18). Il se dirige vers l'arrière jusqu'à croiser antérieurement le suspenseur pariétal du tentorium antérieur (*spt*). A ce niveau, le nerf

HOLMGREN, 1916, et HANSTROM, 1940), au-dessus de la suture épistomale, entre les deux touffes de soies frontales et les deux plages d'insertion des muscles suspenseurs dorsaux de la bouche et du pharynx (*rao*, *ddph1* et *ddph2*) et du muscle labral postérieur (*mLp*). Le nerf protocérébral de l'organe frontal médian, le seul qui ait été vu par nos devanciers et correctement décrit par eux, semble sortir du deutocérébrum, mais il remonte le long de la face supérieure du cerveau, qu'il suit vers l'arrière jusqu'au niveau du revêtement ganglionnaire protocérébral postérieur, puis s'incurve vers le bas jusqu'à une masse glomérulaire spéciale située derrière le pont protocérébral.

Nerf tégumentaire protocérébral antérieur (ntp ou t56 suivant les figures). — Sortant de la région protocérébrale antérieure, un peu en

en question se coude brusquement vers le haut, remonte le long de la face externe de *spt*, tout contre le cerveau, pour aboutir, en *t57*, aux téguments pariétaux, entre la face latéro-postérieure de *spt* et la face antérieure des muscles mandibulaires chiasmatiques *adcm*. Ce nerf est l'homologue du nerf protocérébral ascendant décrit par DENIS chez *Anurida* : son point d'émergence n'est sans doute pas le même, mais tous deux sont protocérébraux ; leurs rapports et leur comportement sont identiques. Il est également connu chez les Psoques (nerf tégumentaire protocérébral de BADDONNEL).

Nerf protocérébral du corps cardiaque (npcc). — Le corps cardiaque (*cc*, fig. 22) est collé contre la face postéro-inférieure du cerveau. Aussi les nerfs qui s'y rendent sont-ils très courts, mais on peut souvent suivre assez bien leur trajet intracérébral. On voit naître le nerf protocérébral du corps cardiaque de la région située immédiatement en arrière des calices des corps pédonculés ; il descend ensuite en direction médio-postérieure, longeant la face antérieure du revêtement ganglionnaire protocérébral postérieur pour se rendre, après un court trajet libre, dans la région dorsale latéro-postérieure du corps cardiaque. Nous avons même pu suivre les fibres de ce nerf à l'intérieur du corps cardiaque : elles se dirigent médio-postérieurement dans la direction du ganglion hypocérébral. Ce nerf a été décrit chez d'assez nombreux Insectes (nerf protocérébral descendant de DENIS, *nervus corporis cardiaci II* de HANSTROM, nerf paracardiaque externe de CAZAL, etc.).

Nerfs deutocérébraux. — Le nerf antennaire principal (*na*) prolonge le lobe olfactif pour se rendre dans l'antenne. C'est le nerf deutocérébral de tous

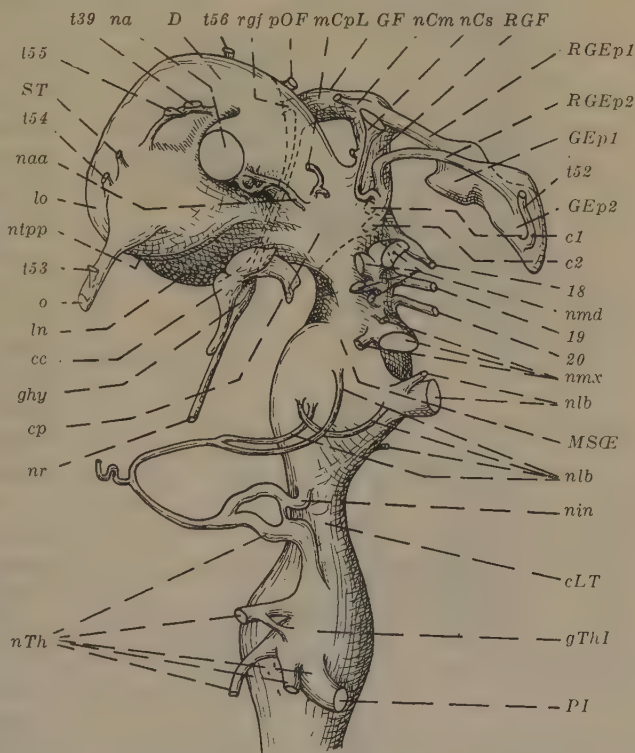


Fig. 22. — Le système nerveux céphalique, en vue latérale. Le corps cardiaque est figuré ; ses prolongements antéro-ventral et postérieur, non notés, représentent respectivement les nerfs aortiques antérieur et postérieur droits.

les auteurs. Toutefois, du moins dans certains cas, nous avons vu quelques fibres, peu nombreuses, issues du centre tritocérébral remonter le long de la paroi latérale du deutocérébrum et se poursuivre dans la région ventrale du nerf antennaire principal. Ce faible faisceau de fibres intracérébrales n'est pas à confondre avec les connectifs deuto-tritocérébraux, car, d'une part, ils se rendent directement dans le nerf antennaire (et non dans les

centres neuropilaires deutocérébraux) et, d'autre part, les connectifs en question sont, tout comme dans la masse sous-œsophagienne, beaucoup plus médiaux.

Nerf deutocérébral postérieur des soies frontales (t39).

— Il part de la face supéro-antérieure du lobe olfactif, au niveau de la racine du nerf antennaire. Rappelons qu'il envoie une branche anastomotique au nerf protocérébral des soies frontales.

Racines dorsales du ganglion frontal (rgf). — Ces nerfs, dont l'importance théorique est considérable, ont échappé à tous ceux qui, avant nous, se sont intéressés au cerveau des Lépismes ; ils sont pourtant assez volumineux, mais situés dans une région assez embrouillée de la tête, comprimés par le ganglion frontal, le cerveau,

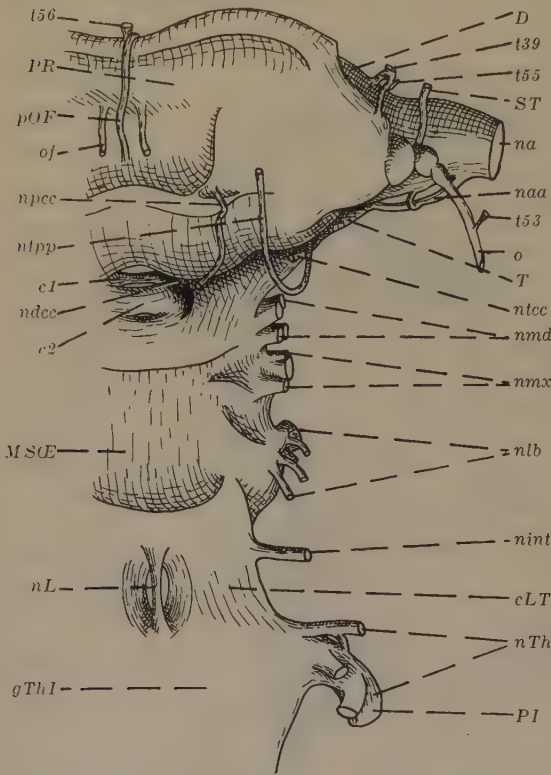


Fig. 23. — Le cerveau et la masse sous-œsophagienne, en vue dorsale, l'écorce ganglionnaire étant enlevée. La moitié gauche n'est pas figurée. Comparer avec la figure 21.

l'organe frontal médian et les muscles dilatateurs dorsaux du pharynx. Ces racines dorsales du ganglion frontal partent de la face inféro-antérieure du cerveau, un peu au-dessus de la jonction des branches du collier avec lui. Nous n'avons pas pu suivre le trajet intracérébral des fibres constituant ces racines dorsales du ganglion frontal, mais leur point de sortie nous permet d'affirmer qu'elles sont deutocérébrales : les centres protocérébraux sont très en arrière, et les centres tritocérébraux sont situés à la base du collier péripharyngien, à peine un peu plus haut que le niveau de la commissure *c1* ; ils remontent sans doute le long du collier, mais seulement sur la face latéro-externe et postérieure de ce dernier. Nous mon-

trérons plus loin que ces racines dorsales du ganglion frontal sont homologues aux nerfs notés *z*, *y* et *x* par DENIS, 1928, chez les Collemboles, et au *nervus connectivus* signalé chez de nombreux Insectes.

Nerf deutocérébral du corps cardiaque (ndcc). — Comme le nerf proto-cérébral du corps cardiaque, et pour les mêmes raisons, ce nerf n'est guère visible que dans son trajet intracérébral. Il prend naissance dans les régions antéro-dorsales médiales du neuromère deutocérébral (face antéro-dorsale du cerveau), descend, après avoir croisé son symétrique (ce chiasma est schématisé fig. 21), le long de la face postérieure du revêtement ganglionnaire deutocérébral antérieur, se poursuit dans la face inférieure du cerveau, pour venir émerger en arrière, à faible distance du point de sortie du nerf proto-cérébral du corps cardiaque, pour se jeter presque immédiatement dans cette formation neuroendocrine (fig. 18). Ce nerf est homologue du nerf postérieur du lobe ventral décrit par DENIS chez *Anurida*, bien qu'il n'y ait pas de lobe ventral chez *Thermobia*. Ainsi, le nœud post-cérébral d'*Anurida* et de *Tomocerus*, devenu intracérébral chez *Onychiurus*, se retrouve, au moins en partie, chez *Thermobia*, dans le corps cardiaque. Ce nerf deutocérébral du corps cardiaque a été décrit chez divers Insectes sous le nom de *nervus corporis cardiaci I* (HANSTROM) ou de nerf paracardiaque interne (CAZAL). Sur la foi de HANSTROM, CAZAL place son origine dans l'organe frontal latéral; mais cette relation est indirecte : HANSTROM signale simplement que les voies des organes frontaux pairs se mettent en relation particulière avec les nerfs en question. Il a même vu les synapses entre ces nerfs au niveau du *lobus anterior medialis*.

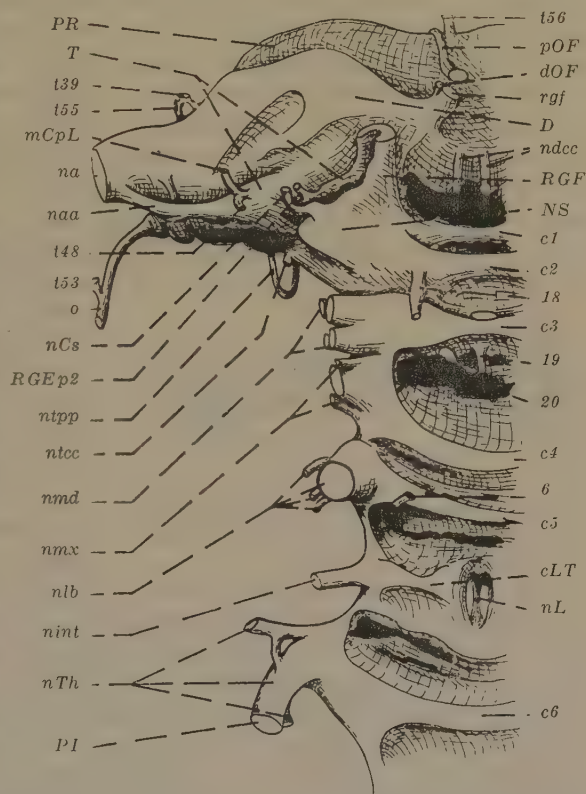


Fig. 24. — Le cerveau et la masse sous-cesophagienne, en vue ventrale; l'écorce ganglionnaire étant enlevée, les divers neuromères apparaissent très nettement. La moitié gauche n'est pas figurée.

B. — La masse sous-œsophagienne

(Fig. 21 à 24 et 60 : *MSCE*).

a. ANATOMIE. — Comme toute la tête, la masse sous-œsophagienne de *Thermobia domestica* est trapue. Son écorce ganglionnaire est continue ventralement, mais, dorsalement, présente de vastes lacunes. Tout à fait en avant, cette écorce tend à entourer la masse sous-œsophagienne de toutes parts. La répartition des éléments ganglionnaires ventraux démontre avec une grande clarté la composition neuromérique de ce centre nerveux. En effet (fig. 60 et 24), la face dorsale de l'écorce ganglionnaire ventrale présente trois larges gouttières transverses dans la partie médiale desquelles sont logés d'importants faisceaux de fibres transverses. C'est en face de ceux-ci que nous verrons sortir les nerfs des gnathes. L'interprétation de ces paquets fibrillaires

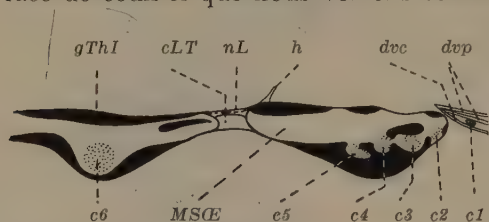


Fig. 25. — Coupe sagittale de la masse sous-œsophagienne et du ganglion prothoracique du Collembole *Tomocerus vulgaris* (TULB.).

transverses est immédiate : ce sont les commissures mandibulaire (*c3*), maxillaire (*c4*) et labiale (*c5*), d'autant plus que cette même structure se retrouve parfaitement dans le ganglion prothoracique, mais à l'état simple, puisque ce ganglion est simple (*c6*).

DENIS n'a pas trouvé cette structure dans la masse sous-œsophagienne des Collembolés qu'il a étudiés, mais c'est sur des coupes sagittales que les apparences sont les plus nettes, et cet auteur a travaillé à peu près exclusivement sur des coupes transverses et longitudinales horizontales. Nous sommes pourtant persuadé que la structure de la masse sous-œsophagienne telle que nous la décrivons chez *Thermobia* existe chez les Collembolés comme chez la plupart des Insectes. En tout cas, elle est parfaitement visible chez *Tomocerus vulgaris* (Tulb.), comme en témoigne notre figure 25.

b. NERFS ISSUS DE LA MASSE SOUS-ŒSOPHAGIENNE. — Disons d'abord deux mots des relations entre la masse sous-œsophagienne et les ganglions prothoraciques. Ces deux systèmes ganglionnaires sont réunis par deux connectifs labio-prothoraciques (*cLT*) nettement individualisés. De chaque connectif part, latéralement et vers le haut, un *nerf intercalaire*. DENIS a montré toute l'importance qu'il convient d'accorder, en morphologie, à ces nerfs intercalaires. Comme lui, nous admettrons que de tels nerfs sont constitués à la fois par des fibres provenant des deux neuromères voisins, avec, toutefois, forte prédominance des fibres issues du neuromère le plus postérieur (BADONNEL). Le nerf intercalaire dont nous signalons ici la présence (et que nous décrirons de façon plus précise à propos du labium) est labio-prothoracique ; il entre d'ailleurs en relation avec

des nerfs purement thoraciques et des nerfs purement labiaux par l'intermédiaire d'anastomoses. Les relations nerveuses anastomotiques labio-prothoraciques sont d'ailleurs fréquentes chez les Insectes.

Entre les deux connectifs labio-prothoraciques, on note la présence d'un troisième connectif, impair, beaucoup plus grêle : le *nerf sympathique impair de Leydig* (*nL*). Chez les Collembolés, ce nerf de Leydig, ainsi que le nerf intercalaire, entre en relation très étroite avec le complexe hypocérébral par l'intermédiaire de la lame fibreuse postérieure. Ces relations présentent un gros intérêt théorique. Malheureusement, c'est en vain que nous les avons cherchées chez *Thermobia*.

Le nerf de Leydig se poursuit en avant dans la portion dorsale de la masse sous-œsophagienne, où on le retrouve toujours de façon plus ou moins nette. Au niveau de chaque neuromère sous-œsophagien, le nerf lui-même n'est plus visible : il fait place à une petite masse ganglionnaire. En aucun cas nous ne l'avons retrouvé en avant du neuromère mandibulaire.

Nous serons très bref pour les nerfs des gnathes : ils seront décrits en détail à propos de l'étude du système nerveux propre à chaque pièce buccale. Il nous suffira d'insister ici sur le fait que tous les muscles (et autres formations) appendiculaires sont totalement et exclusivement innervés par des nerfs issus du seul neuromère correspondant.

1° *Nerfs labiaux* (1 à 6 ou *nlb*, suivant les figures). — Ils partent tous du neuromère labial, soit latéralement, soit ventralement.

2° *Nerfs maxillaires*. *Nerfs maxillaires appendiculaires* (7 et 8 ou *nmx*, suivant les figures). — Ils partent de la face latérale du neuromère maxillaire.

Nerfs maxillaires hypopharyngiens (20). — Ils sortent de la face antéro-ventrale de la masse sous-œsophagienne, au niveau du neuromère mandibulaire. Pourtant leurs fibres proviennent du neuromère maxillaire (fig. 24), et leurs points de sortie aberrants ne nous surprennent pas, car, en face de leurs racines réelles, on trouve la portion infléchie du bras loral du suspensorium hypopharyngien, formant la face antérieure de l'invagination latéro-linguale et le muscle hypopharyngien transverse (Cf. *infra* ; chap. XI). Les nerfs en question contournent cet obstacle par le haut et, comme cet obstacle est appliqué contre la masse sous-œsophagienne, leurs racines apparentes se trouvent en avant et au-dessus de leurs racines réelles.

Nerfs mandibulaires. *Nerfs mandibulaires appendiculaires* (14 à 17 ou *nmd*, suivant les figures). — Ils sortent tous de la face latérale de la masse sous-œsophagienne, au niveau du neuromère mandibulaire.

Nerfs mandibulaires hypopharyngiens (19). — Il s'agit d'un nerf généralement impair, issu de la région antérieure du neuromère mandibulaire et se rendant à la lame fibreuse transverse hypopharyngienne (*lf*, fig. 62). Cette imparité est secondaire, comme le prouve le fait que, chez quelques-uns des individus étudiés, il est pair, au même titre que les nerfs maxillaires hypopharyngiens auxquels il est comparable.

C. — Le collier péripharyngien.

a. ANATOMIE. — Le collier (*cp*) est constitué par deux piliers courts et trapus, qui, dorsalement, se fusionnent avec les lobes deutocérébraux en s'élargissant progressivement. Ventralement, les rapports avec la masse sous-œsophagienne sont beaucoup plus complexes (fig. 22, 24, 61 et 62). En arrière, les pieds du collier se fondent progressivement avec la face dorsale de la masse sous-œsophagienne, mais, en avant, ils sont très nettement séparés du neuromère mandibulaire par un profond sillon transverse. De plus, les bases des piliers sont réunies dans leurs portions antérieures par deux commissures que nous avons notées *c1* pour la supérieure et *c2* pour l'inférieure. Elles sont séparées l'une de l'autre par une sorte de perforation

ovalaire à grand axe horizontal. Par cette perforation passent les dilatateurs ventraux du cibarium (*dvc*).

Les masses glomérulaires du collier sont très instructives à étudier. On voit très nettement (fig. 26 A) les fibres constituant la commissure *c2* se rendre à deux masses glomérulaires paires aplaties inclinées vers le haut, le côté et l'arrière. De même, les fibres de *c1* se rendent à deux masses glomérulaires paires aplaties inclinées vers le haut, le côté et l'arrière, mais plus fortement que les précédentes.

Les masses glomérulaires correspondant à *c1* et à *c2* sont nettement séparées par des

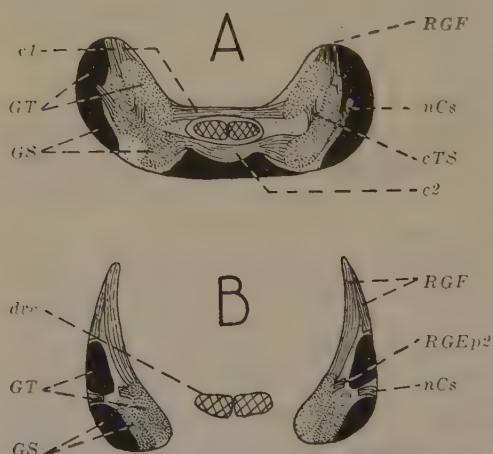


Fig. 26. — Deux coupes transversales intéressant les neuromères tritocérébral (*GT*) et superlingual (*GS*) et les racines ventrales du ganglion frontal (*RGF*). La coupe A est postérieure de 16 microns à la coupe B.

sortes de crêtes que pousse vers l'intérieur le revêtement cellulaire du collier (ces crêtes ne sont guère visibles sur notre figure 26, mais la figure 24 montre nettement les sillons qu'elles déterminent sur les masses neuropilaires). Il semble bien qu'on ait des choses analogues chez les Fourmis (JANET, 1905, fig. F, Pl. 3) et les Coccides (PESSON, 1944, fig. 83). Dans quelques cas favorables, nous avons même pu voir des paquets de fibres sensiblement verticales relier, à la base de chaque pilier péripharyngien, les deux masses glomérulaires en question (fig. 26 A). Partant des masses glomérulaires correspondant à *c1*, des fibres (non visibles sur nos figures) montent vers le deutocérébrum ; partant des masses glomérulaires correspondant à *c2*, des fibres descendent vers le centre mandibulaire. Les commissures *c1* et *c2*, très facilement visibles sur une coupe sagittale (fig. 60), suggèrent, par comparaison avec ce

qu'on voit dans la masse sous-cesophagienne, les commissures de deux neuromères distincts : *c1* étant la commissure tritocérébrale (*s. str.*) et *c2* la commissure du neuromère superlingual de DENIS (1928). Nous sommes donc conduit à dédoubler le centre tritocérébral des auteurs. La description que nous venons de donner ci-dessus confirme entièrement cette façon de voir, qui nous conduira à une interprétation logique et homogène de la tête de l'Insecte. Ces faits et ceux que nous exposerons plus loin sont incompatibles avec la théorie maxillulaire, insuffisamment établie sur des données trop superficielles. Nous n'avons pu tenter aucune autre explication plausible des faits. Les masses glomérulaires correspondant à *c2* sont constituées par le neuropile des ganglions superlinguaux ; celles qui correspondent à *c1*, par celui des ganglions tritocérébraux. Le paquet de fibres reliant entre eux, de chaque côté, les glomérules tritocérébraux et superlinguaux sont les connectifs trito-superlinguaux ; les fibres reliant le centre tritocérébral au centre deutocérébral du même côté et celles qui relient le centre superlingual au centre mandibulaire du même côté sont, respectivement, les connectifs deuto-tritocérébraux et les connectifs superlinguo-mandibulaires. Nous pouvons donc représenter la constitution neuromérique des centres céphaliques par le schéma figure 20. Remarquons que ces centres ont subi une véritable flexion endocranienne, les neuromères les plus antérieurs ayant été reportés vers le haut et l'arrière de la tête. Les régions morphologiques ventrales des neuromères cérébraux prennent, de ce fait, une position anatomiquement dorsale.

Nous n'avons connaissance d'aucun fait qui puisse infirmer cette interprétation. Chez les Insectes dont la commissure dite tritocérébrale est double, *Machilis* par exemple [ARGILAS (1941) la prétend simple, mais sur sa figure 22, qui représente deux coupes très obliques, on voit nettement que la commissure en question est double ; HANSTROM (1940) la montre double, et ce fait nous a été confirmé par PILLON, qui travaille sur *Machilis*], les dispositions sont très comparables à celles que nous décrivons chez *Thermobia*. Les Insectes dont la commissure tritocérébrale est simple présentent simplement des dispositifs plus condensés : leur commissure tritocérébrale correspond exactement à celle que nous nommons ainsi chez *Thermobia*, tandis que la commissure superlinguale est incorporée à la masse sous-cesophagienne, comme le montre nettement la figure 25. PESSON (1944) trouve une commissure simple chez les Cochenilles et nie l'existence d'un neuromère superlingual. Pourtant, même chez des Insectes aussi évolués, dont le système nerveux est aussi condensé, les neuromères tritocérébral et superlingual sont distincts : la figure 83 de cet auteur montre nettement, à droite, sous le centre tritocérébral, le centre superlingual. Les embryologistes ont souvent montré l'existence d'une commissure double entre chaque paire de ganglions ; *c1* et *c2* ne leur sont pas comparables : d'abord les deux commissures embryonnaires sont toujours fusionnées chez les Insectes adultes (dans les grands centres d'association du cerveau, les commissures interganglionnaires sont multiples, mais ne leur sont évidemment pas comparables) ; ensuite la structure du revêtement

ganglionnaire de la région correspondante s'y oppose. Si, comme DENIS, nous sommes obligé d'admettre l'existence d'un neuromère superlingual, nous ne sommes pas tout à fait d'accord avec lui sur les formations qu'il faut rapporter aux neuromères tritocérébral et superlingual ; la commissure *b* des Collemboles (*b* + lam^e fibreuse antérieure d'*Anurida*) doit être en effet considérée, comme nous le montrerons, comme homologue à notre commissure *cI*, la commissure superlinguale étant en réalité incorporée à la masse sous-œsophagienne des Collemboles (nous pensons que la commissure *cI* est dédoublée chez les Collemboles tels qu'*Anurida*, du fait du grand allongement du museau et, par conséquent, des racines ventrales du ganglion frontal). Nous discuterons un peu plus loin (chap. XVI) et avec tout le soin qu'elle mérite la façon de voir de DENIS.

b. LES NERFS ISSUS DU COLLIER. — 1^o Nerfs tritocérébraux. Le nerf antennaire accessoire (naa). — Comme nous le verrons en étudiant cet appendice, l'antenne et tous les domaines qui en dépendent anatomiquement sont innervés par deux nerfs, issus de deux régions différentes du cerveau : le nerf antennaire principal déjà signalé et le nerf antennaire accessoire. Ce dernier prend naissance dans la région latéro-dorsale du collier, c'est-à-dire à la base (région morphologiquement postérieure) des lobes olfactifs, juste au-dessous des masses ganglionnaires corticales ventrales du deutocérébrum ou, selon les individus, dans ces masses ganglionnaires elles-mêmes, qui, rappelons-le, matérialisent la limite entre deuto et tritocérébrum. Nous avons pu constater sur plusieurs individus et de façon indubitable, que ce nerf était constitué par des fibres venant d'en haut et en arrière, de la masse neuropilaire deutocérébrale, mais aussi et surtout par des fibres venues d'avant et d'en bas, de la masse neuropilaire tritocérébrale. Ainsi le nerf antennaire accessoire est morphologiquement complexe, deuto-tritocérébral. Nous le décrivons ici, car il est formé surtout de fibres tritocérébrales. DENIS (et c'est à lui que revient le mérite d'avoir signalé le premier cette appartenance), sur la foi de son niveau d'émergence, le considérait comme tritocérébral ; la plupart des auteurs en font un nerf deutocérébral sous le prétexte insuffisant qu'il innerve des muscles antennaires. En réalité, c'est un nerf mixte deuto-tritocérébral et, chez les Insectes, il tend à remonter le long du collier et à se rapprocher du nerf antennaire principal et même, à la limite, à se fusionner avec lui.

Nerf tritocérébral du corps cardiaque (ntcc). — Il sort de la région supérieure de la face postérieure de chaque pilier du collier péripharyngien, un peu au-dessus de sa jonction avec le cerveau, région qui appartient indubitablement au tritocérébrum. Il se rend ensuite aux cornes antérieures du corps cardiaque. Ce nerf semble exister chez les Psoques (où il est modifié) : nerf pharyngien postérieur de BADONNEL (1934) ; chez les Cigales (PFLUGFELDER, 1936), chez les Panorpes (CAZAL, 1948).

Nerf tritocérébral du muscle clypéal postérieur du labre (mCpL). — Il sort de la région supérieure du collier, en position légèrement plus ventrale que le nerf antennaire accessoire. Il se dirige vers le haut et vers l'avant pour

innervent le muscle clypéal postérieur du labre. Peu après sa sortie, il envoie une branche latéro-externe donnant, en *t48*, une large innervation aux téguments de la face médiale des bras antérieurs du tentorium.

Racines des ganglions épipharyngiens antérieurs (RGEp2). — Chacune de ces racines naît au voisinage de ce que nous nommerons la racine ventrale du ganglion frontal, un peu latéralement par rapport à celle-ci. Son point d'émergence ne permet pas de dire avec certitude à quel neuromère elle appartient. Toutefois, sur des coupes transversales convenablement orientées à ce point de vue, on voit très nettement le faisceau de fibres qui constitue la racine des ganglions épipharyngiens antérieurs partir du centre tritocérébral (fig. 26 B).

Nerf des dilatateurs ventraux du cibarium et des dilatateurs ventraux antérieurs du pharynx. — Il part de la région médio-postérieure de la commissure tritocérébrale. Sa valeur morphologique ne fait alors aucun doute (fig. 61, *dvc* et *dvp1*).

2° Nerfs mixtes tritocérébraux-superlingaux. — Ce sont les racines ventrales du ganglion frontal (*RGF*) (nerfs ou connectifs labro-frontaux des auteurs). — Elles sont plus volumineuses que les racines dorsales déjà décrites et s'insèrent largement sur la région antéro-inférieure du collier péripharyngien, juste en avant des centres tritocérébraux et superlingaux. Les mêmes coupes (fig. 26) qui nous ont permis de déterminer la valeur morphologique des *RGEp2* nous permettent de montrer que les racines ventrales du ganglion frontal sont morphologiquement mixtes : trito-superlinguales. En effet, au moment où les racines ventrales du ganglion frontal pénètrent dans la base du collier, on voit les fibres qui les constituent groupées en deux faisceaux se rendant, l'un, plus médial et plus postérieur, au glomérule tritocérébral, l'autre, plus latéral et plus antérieur, au glomérule superlingual. Nos racines ventrales du ganglion frontal sont parfaitement homologues des nerfs hypopharyngiens de DENIS. Ces racines sont beaucoup plus allongées chez les Collembolés que chez les Lépismes, mais il en est ainsi de la tête tout entière. L'ensemble de la commissure *b* et de la lame fibreuse antérieure d'*Anurida* correspond à notre commissure *c1*. DENIS fait de ces nerfs des dépendances superlinguales. Nous voyons qu'en fait ils sont plus complexes, à la fois tritocérébraux et superlingaux. Nous venons de montrer, de façon directe, que les racines ventrales du ganglion frontal comprennent des fibres tritocérébrales. Nous pouvons encore en fournir deux preuves indirectes : le nerf du muscle suspenseur latéral de la bouche (*slb*) reçoit son innervation d'un nerf issu, le plus souvent, de la face postérieure de la base des racines ventrales du ganglion frontal ; mais parfois ce même nerf sort de la région moyenne de la face antérieure du collier, région indubitablement tritocérébrale. Par conséquent, la face postérieure des *RGF* appartient au même neuromère que la face antérieure moyenne du collier. Autrement dit, les *RGF* comprennent des éléments tritocérébraux. Le même cas peut se présenter pour le nerf du rétracteur de l'angle de la bouche (*rao*). Cette double appartenance des *RGF* se lit encore sur notre figure 24, où elles apparaissent comme divisées

longitudinalement par un profond sillon, moule de la crête ganglionnaire matérialisant la limite entre les neuromères tritocérébral et superlingual.

3° *Nerfs superlinguaux. Nerfs clypéaux sensoriels (nCs).* — Ces nerfs sortent de la base du collier en même temps que les racines des ganglions épipharyngiens antérieurs. Pourtant ils n'appartiennent pas au même neuromère, car, toujours sur les mêmes coupes (fig. 26), on les voit provenir de fibres issues du centre superlingual.

Nerfs superlinguaux hypopharyngiens (18). — Ils sortent de la base du collier péripharyngien, médio-ventralement aux racines ventrales du ganglion frontal, au niveau du centre superlingual dont ils sont issus.

D. — Le système du ganglion frontal et des ganglions épipharyngiens.

C'est un réseau nerveux anatomiquement et morphologiquement complexe situé en avant du cerveau, dans la cavité clypéo-labrale (dont

les divers éléments sont sous la dépendance). Il est constitué (fig. 22 et 27) par le ganglion frontal et ses racines, les ganglions épipharyngiens et leurs racines et les nerfs partant de ces diverses formations.

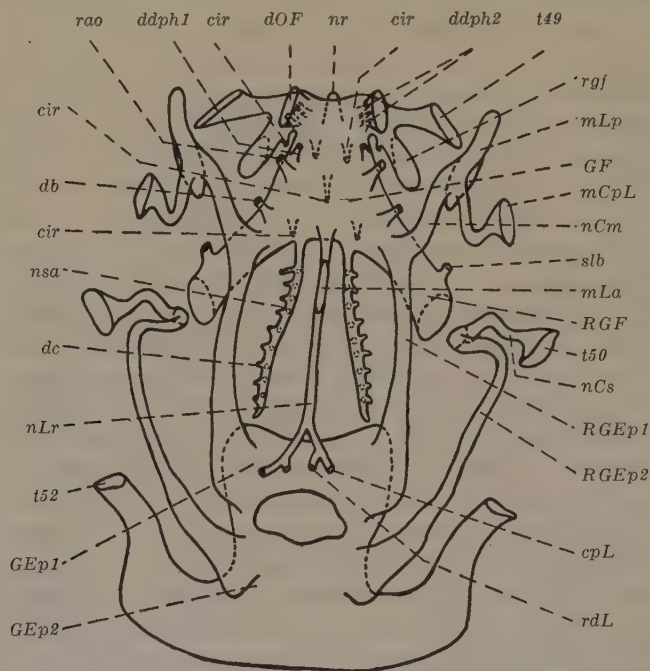


Fig. 27. — Le complexe nerveux du ganglion frontal et des ganglions épipharyngiens, en vue antérieure.

a. **RACINES VENTRALES DU GANGLION FRONTAL (RGF).** — Nous avons déjà parlé de leur lieu d'émergence. Après être sorties du collier péripharyngien, elles se dirigent vers l'avant et le haut jusqu'aux angles antérieurs du gan-

glion frontal, en passant sous les suspenseurs latéraux de la bouche (*slb*), latéralement au rétracteur de l'angle buccal (*rao*), au-dessus et en arrière des dilatateurs dorsaux du cibarium. Ainsi, les deux racines ventrales du ganglion frontal embrassent les muscles buccaux (*slb*, *rao*, *db*) et les suspenseurs dorsaux du pharynx (*ddph1* et *ddph2*), ce qui confirme les

idées de SNODGRASS sur la distinction entre suspenseurs du pharynx et du cibarium. Avant de pénétrer dans le ganglion frontal, ces racines ventrales donnent innervation aux suspenseurs latéraux de la bouche (*slb*) par un court nerf dont le point de sortie peut varier sur toute la longueur des racines ; dans certains cas, on a même pu le trouver sur la face antérieure de la partie moyenne du collier ; aux muscles dilatateurs dorsaux de la bouche (*db*), au niveau des cornes antérieures du ganglion frontal. La face antérieure des racines donne naissance à un nerf qui se ramifie dès sa sortie :

1° En un nerf dorso-postérieur : le *nerf clypéal moteur* (*nCm*), innervant largement le muscle labral postérieur (*mLp*) ; au niveau de cette plaque motrice s'individualise un nerf à direction ventrale pour le muscle clypéal postérieur du labre (*mCpL*) ;

2° Et en un nerf inféro-antérieur se rendant au ganglion épipharyngien postérieur (*RGEpI*).

Notre description montre que les racines ventrales du ganglion frontal sont homologues à l'ensemble : nerfs hypopharyngiens + nerfs médiaux décrits par DENIS chez les Collembolés. Cet auteur pense que ces nerfs dépendent du neuromère superlingual. Nous avons montré que, en réalité, ils sont morphologiquement mixtes, à la fois tritocérébraux et superlinguaux.

b. RACINES DORSALES DU GANGLION FRONTAL (rgf). — Nous connaissons déjà leur point d'émergence et leur valeur deutocérébrale. Elles se rendent à la pointe postérieure du ganglion frontal, non sans avoir innervé les muscles stomodéaux circulaires situés en dessous d'elles et les dilatateurs dorsaux postérieurs du pharynx (*ddph2*), ces derniers par des filets nerveux issus ventralement au niveau de la jonction des racines dorsales avec le ganglion frontal. De ces points partent encore deux paires de nerfs, l'une à direction antérieure pour l'organe frontal médian : *nerf deutocérébral de l'organe frontal médian* (*dOF*), l'autre se dirigeant vers la partie antérieure des soies frontales : le *nerf deutocérébral antérieur des soies frontales* (*t49*). Ce nerf est évidemment homologue du nerf *z* décrit par DENIS chez *Anurida*, et l'homologie entre notre nerf *rgf* et l'ensemble des nerfs *y* et *z* et des branches latérales du ganglion frontal signalés par le même auteur chez *Anurida* n'est pas douteuse, les rapports de ces formations nerveuses étant les mêmes chez *Thermobia* et chez *Anurida*. DENIS a attribué son nerf *y* au tritocérébrum, mais sans en fournir de preuve, s'étant contenté de montrer qu'il ne pouvait pas être protocérébral, comme le veulent de nombreux auteurs. Pour nous, il est bel et bien deutocérébral. Nos *rgf* sont également homologues du *nervus connectivus* connu chez beaucoup d'Insectes.

c. LE GANGLION FRONTAL OU CLYPÉAL (GF). — C'est une volumineuse masse grossièrement triangulaire à base antérieure, située entre les dilatateurs dorsaux du cibarium (*dc*) et les dilatateurs dorsaux du pharynx (*ddph1* et *ddph2*), d'une part, entre l'organe frontal médian et la région

antérieure du stomodéum, d'autre part. Les cellules de ce ganglion occupent essentiellement sa face dorsale.

Nous retrouvons donc ici un anneau oral (*c1*, *RGF*, *GF*) relié ventralement et dorsalement au système nerveux central, anneau tout à fait comparable à celui que DENIS a décrit chez les Collemboles. Nous reparlerons de lui (chap. XV).

d. NERFS ISSUS DU GANGLION FRONTAL. — Partant ventralement de la pointe postérieure du ganglion frontal, nous trouvons le *nerf récurrent* (*nr*), long cordon nerveux courant tout le long de la ligne longitudinale médiane dorsale du stomodéum. En arrière du cerveau, ce nerf se renfle nettement en un *ganglion hypocérébral* (*ghy*) pourvu d'assez nombreux noyaux. Le

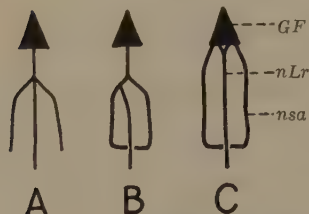


Fig. 28. — Schémas indiquant les variations observées au sujet des nerfs stomodæaux antérieurs et du nerf du labre.

corps cardiaque repose sur ce ganglion, et, à ce niveau, tous deux entrent en relation par l'intermédiaire de deux nerfs, forcément très courts, mais assez larges, non reconnus par nos devanciers (*ncr*, fig. 31). Or nous savons déjà que le corps cardiaque reçoit notamment des nerfs protocérébraux qui semblent le traverser (*npcc*). Par conséquent, nous pouvons affirmer dès maintenant que le système du ganglion frontal entre en relation avec tous les neuromères cérébraux et les deux neuromères contenus dans le collier péripharyngien (tritocéré-

brum et neuromère superlingual). Il s'agit donc d'un véritable sympathique. Terminons notre brève description du nerf récurrent en disant que, sur toute sa longueur, il envoie de courts et fins rameaux pour l'innervation de la musculature stomodæale circulaire (nous n'avons pas cherché à le suivre dans le thorax).

Partant de la face ventrale du ganglion frontal, plusieurs filets nerveux innervent la musculature circumstomodæale sous-jacente. Par sa face dorsale, le ganglion frontal innerve encore le rétracteur des angles de la bouche (*rao*) et les dilatateurs antérieurs du pharynx (*ddph1*).

Enfin, le ganglion frontal donne, partant de sa base antérieure, les nerfs du labre et les nerfs stomodæaux antérieurs. Décrivons d'abord un des dispositifs les plus fréquemment observés. Le nerf du labre (*nLr*) (qui n'est pas le nerf du labre des auteurs, celui-ci desservant des organes sensoriels épipharyngiens, correspond à nos racines des ganglions épipharyngiens) émerge médialement, se dirige vers l'avant et le bas, passe contre la face postérieure des muscles labraux antérieurs (*mLa*) qu'il innerve largement, puis se ramifie dichotomiquement au niveau de la suture clypéo-labrale pour innervier les muscles compresseurs (*cpL*) et réducteurs (*rdL*) du labre.

Les nerfs stomodæaux antérieurs (*nsa*) émergent plus ventralement que le précédent et latéralement à lui ; ils se dirigent vers l'avant et le bas en divergeant quelque peu. Ils restent accolés au revêtement épipharyngien semi-circulaire. Par de très courtes branches latérales, qui donnent aux

nerfs en question l'aspect de lames de scie, ils innervent les dilatateurs dorsaux du cibarium et, par de courtes branches ventro-postérieures, les muscles épipharyngiens transverses (semi-circulaires). Les départs de ces branches sont figurés par de petits cercles en traits interrompus sur notre figure 27.

Les principales variations sont indiquées sur nos schémas figure 28.

e. LES GANGLIONS ÉPIPHARYNGIENS, situés dans la région clypéo-labrale, prennent largement appui sur le plafond de la cavité cibariale, par l'intermédiaire de grandes cellules du type neuro-épithélial. Ces cellules sont en forme d'un long cylindre renflé au niveau du noyau. Ce cylindre prend appui sur la chitine épipharyngienne, au niveau de la base de sensilles coniques. L'axe du cylindre cytoplasmique est éosinophile et pénètre à peu près seul dans la cavité du sensille. Il y a deux paires de telles formations : l'une, plus distale, les ganglions épipharyngiens antérieurs (*GEP2*), l'autre, plus proximale, les ganglions épipharyngiens postérieurs (*GEP1*). Ces quatre ganglions sont largement unis deux à deux par deux anastomoses transverses et deux anastomoses longitudinales. Les ganglions épipharyngiens antérieurs envoient une branche tégumentaire dorsale au labre (*l52*) pour l'innervation des soies labrales (*sL*). Les deux paires de ganglions sont reliées au système nerveux central, la paire postérieure par l'intermédiaire des racines des ganglions épipharyngiens postérieurs (*RGEp1*), déjà signalées, la paire antérieure directement à la base du collier péripharyngien, latéralement au point d'émergence des racines ventrales du ganglion frontal, par les racines des ganglions épipharyngiens antérieurs (*RGEp2*), qui, nous l'avons déjà montré, sont d'appartenance tritocérébrale.

Les homologies avec les formations nerveuses décrites par DENIS chez les Collembolés sont évidentes : la racine du ganglion épipharyngien antérieur représente le nerf latéral de DENIS, la racine du ganglion épipharyngien postérieur, le nerf médial du même auteur et nos racines ventrales du ganglion frontal, les nerfs hypopharyngiens. Il semble bien que ces ganglions épipharyngiens soient assez constants chez les Insectes, bien que leur aspect puisse varier.

En résumé, le système des ganglions épipharyngiens (qui, comme l'a magistralement démontré DENIS, représente le système nerveux acronal) et du ganglion frontal est en relation avec les neuromères antérieurs du système nerveux central : protocérébrum (par le nerf récurrent, le ganglion hypocérébral, le corps cardiaque et ses nerfs protocérébraux) ; deutocérébrum (par les racines dorsales du ganglion frontal) ; tritocérébrum (par les racines ventrales du ganglion frontal et les racines des ganglions épipharyngiens antérieurs) ; neuromère superlingual (par les racines ventrales du ganglion frontal et les racines des ganglions épipharyngiens postérieurs). Ces faits ne sont pas compatibles avec l'existence d'un métamère labral, postulé par divers auteurs (WIESMANN, 1926 ; EASTHAM, 1930 ; ROONWAL, 1937 ; MILLER, 1939). L'existence d'un tel métamère est

d'ailleurs appuyée sur une mauvaise interprétation de certaines observations embryologiques.

Ainsi, le système nerveux des Lépidoptères (et rien ne s'oppose à ce qu'on généralise à tous les Insectes) comporte des centres acronaux : *GEp1* et *GEp2*, et des centres métamériques : protocérébrum (que nous comprenons ici au sens de neuromère préantennulaire : rien ne nous autorise à dire que le protocérébrum renferme des éléments acronaux, au contraire, cf. chap. XIII) ; deutocérébrum = neuromère antennulaire ; tritocérébrum = neuromère antennaire ou intercalaire ; neuromère superlingual ; neuromère mandibulaire ; neuromère maxillaire et neuromère labial.

CHAPITRE VI

L'AORTE CÉPHALIQUE

Dans la région thoracique, le cœur fournit une aorte antérieure située au-dessus du nerf récurrent. Elle pénètre dans le domaine céphalique, où elle reste bien individualisée sur toutes ses faces.

Dans les régions postérieures de la tête, l'aorte (fig. 29 et 30), toujours située au-dessus du nerf récurrent, présente une section en forme de triangle isocèle très aigu à sommet dorsal ; puis, après avoir reçu son innervation postérieure, fournie par les corps cardiaques, elle passe entre ceux-ci ; sa section prend alors l'aspect d'un triangle équilatéral curviligne concave dont la base inférieure déborde de part et d'autre du nerf récurrent, sur le revêtement musculaire de l'œsophage. Plus en avant encore, elle est coincée entre le nerf récurrent et le cerveau, et sa section est un cercle plus ou moins aplati horizontalement. L'aorte céphalique se termine en avant du cerveau par un élargissement infundibuliforme.

Au niveau de la portion antérieure du corps cardiaque, l'aorte, qui supporte latéralement les cornes latéro-inférieures du corps cardiaque, envoie, par ses angles inférieurs, deux diverticules tubuliformes dirigés vers l'avant et le bas : les bras aortiques latéro-œsophagiens (*balo*).

Ces bras aortiques aboutissent ventralement dans une sorte de sac situé dans l'espace compris entre le tube digestif et les dilatateurs ventraux du pharynx. Ce sac, que nous nommerons l'aorte sous-œsophagienne (*aso*), est largement ouvert en avant, au niveau du collier péripharyngien, tandis qu'il est fermé vers l'arrière, au niveau du bord antérieur du tentorium antérieur, en avant des mésos tentorio-œsophagiens déjà décrits. La face

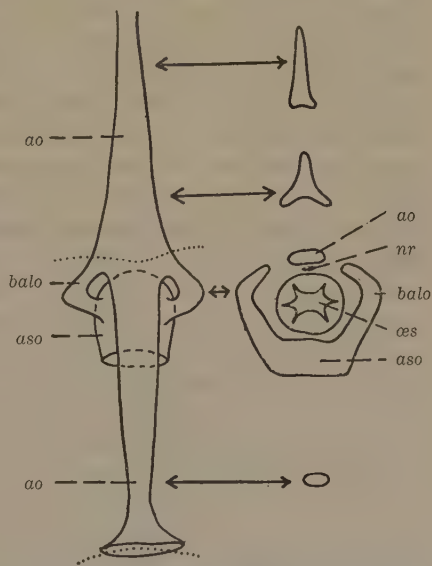


FIG. 29. — L'aorte céphalique, en vue dorsale (à gauche). La région antérieure est au bas de la figure. Les traits en pointillé indiquent la projection des bords antérieur et postérieur du cerveau sur le plan de figure. À droite sont figurées les sections de l'aorte aux niveaux repérés par des flèches.

ventrale de l'aorte sous-œsophagienne peut être plus ou moins attachée au tentorium par une sorte de tractus conjonctif plein, probablement vestige d'un méso, mais les images observées sont beaucoup moins démon-

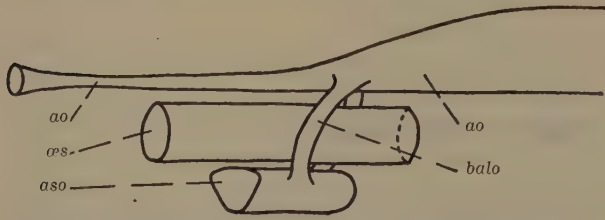


Fig. 30. — Vue latérale schématique de l'aorte céphalique. La région antérieure est à gauche de la figure.

tratives que pour les mésos tentorio-œsophagiens.

Le système aortique céphalique de *Thermobia* est donc beaucoup mieux endigué que chez bien des Insectes. Peut-être pourrait-on voir dans

l'aorte proprement dite l'homologue d'un vaisseau dorsal annélidien, cette aorte étant entièrement logée dans des régions morphologiquement tergaux, et dans l'aorte sous-œsophagienne un vestige de vaisseau ventral annélidien, les bras aortiques latéro-œsophagiens étant le seul vestige des anastomoses reliant entre eux ces deux vaisseaux. Mais cette façon de voir soulève d'assez grosses difficultés. Sans doute, chez les Oligochètes, par exemple, a-t-on des dispositifs comparables, mais il s'agit peut-être d'une simple convergence, la tête d'un Insecte étant beaucoup plus complexe que celle d'une Annélide. D'autre part, il ne faut pas négliger l'importance des conditions topographiques locales dans la réalisation d'un plan organique. La question de l'aorte des Insectes reste donc ouverte.

CHAPITRE VII

LE COMPLEXE HYPOCÉRÉBRAL

Le complexe hypocérébral est l'ensemble des formations nerveuses et glandulaires endocrines situées en arrière et en dessous du cerveau. Ce complexe est également connu sous le nom de sympathique postérieur pair.

Chez *Thermobia domestica*, le complexe hypocérébral est essentiellement constitué par les corps cardiaques et les nerfs avec lesquels ils sont en relation.

Les *corps cardiaques* (*cc*, fig. 22 et 31) (on trouvera la synonymie dans CAZAL, 1948) forment deux masses largement unies sur le plan sagittal, comprimées entre la face inféro-postérieure du cerveau et la glande mandibulaire. Ils sont en relation très étroite avec l'aorte.

Nous ne voulons pas donner la description histo-cytologique des corps cardiaques : on la trouvera chez HANSTROM et chez CAZAL. L'étude des relations nerveuses présente, pour le morphologiste, beaucoup plus d'intérêt, et les descriptions de nos devanciers sont incomplètes et même erronées sur certains points. Nous connaissons déjà l'aspect et la valeur morphologique des *nerfs protocérébraux* (*npcc*), des *nerfs deutocérébraux* (*ndcc*) et des *nerfs tritocérébraux* (*ntcc*) des *corps cardiaques*. Nous avons également établi l'existence d'anastomoses « paracardio-sympathiques » (*ncr*, fig. 31). Les autres nerfs sont : les *nerfs aortiques postérieurs* (*naop*), qui prolongent les corps cardiaques vers l'arrière et donnent une longue innervation à l'aorte dans sa région postcérébrale. Les corps cardiaques se prolongent quelque peu vers l'avant et le bas, longeant latéralement la partie dorsale des bras aortiques latéro-œsophagiens. L'extrémité antéro-inférieure de chaque corps cardiaque se continue ensuite par un nerf intimement accolé à la paroi des bras aortiques latéro-œsophagiens, puis à celle de l'aorte sous-œsophagienne : le *nerf aortique antérieur* (*naoa*). A son extrémité distale, ce nerf s'unit à son symétrique. Dans certains cas, il nous a semblé que, à ce niveau, nos nerfs aortiques antérieurs recevaient un filet nerveux issu de la commissure tritocéphalique (*cI*), mais nos observations sur ce point ne sont pas assez nettes pour que nous affirmions ce fait. D'ailleurs, que cette relation nerveuse existe ou non, nos interprétations restent inchangées.

Partant de ces nerfs aortiques antérieurs, on note des nerfs se rendant aux muscles stomodéaux circulaires avoisinants et aux muscles dilateurs ventraux postérieurs du pharynx (*dvp2*). Chez les Collembolés, tous

les dilatateurs ventraux du pharynx sont innervés par l'homologue de notre commissure tritocérébrale : ils sont donc tous tritocéphaliques. Il en est obligatoirement de même chez *Thermobia*. Par conséquent, les nerfs

aortiques antérieurs sont indubitablement tritocéphaliques.

Les nerfs glandulo-mandibulaires du corps cardiaque (gmcc). — Les glandes mandibulaires reposent partiellement sur les corps cardiaques. Dans la région postéro-latérale de ceux-ci, on voit disparaître le névrilemme au contact de la glande et, au moins sur certaines préparations favorables à ce point de vue, on voit des filets nerveux pénétrer de façon indubitable à l'intérieur de la glande et assez profondément. Par conséquent, il existe dans le corps cardiaque des

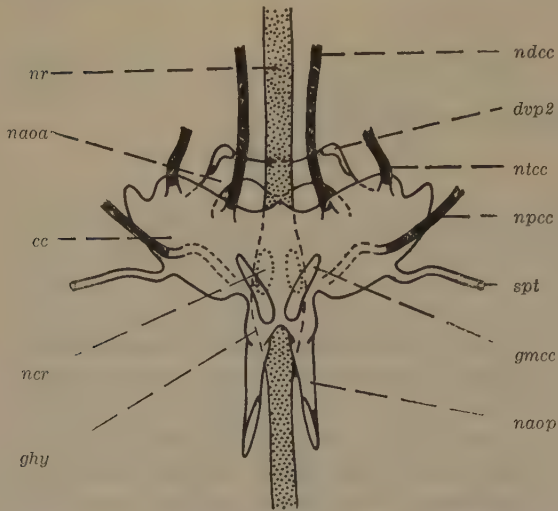


Fig. 31. — Les corps cardiaques et leurs nerfs en vue dorsale. Le nerf récurrent est pointillé. Les portions noires des nerfs sont intracérébrales. La portion des nerfs proto-cérébraux des corps cardiaques (*npcc*) figurée en tirets est à l'intérieur du corps cardiaque.

fibres nerveuses de nature mandibulaire. Une question se pose alors : quel chemin empruntent les fibres mandibulaires pour arriver jusque-là ? Une seule solution possible : elles remontent à l'intérieur du collier péripharyngien suivant le trajet des connectifs et sortent du cerveau par le nerf tritocérébral du corps cardiaque. Des communications plus ou moins directes entre masse sous-œsophagienne et cerveau sont d'ailleurs connues des histologistes.

Les nerfs des suspenseurs pariétaux du tentorium antérieur (spt) sont deux nerfs très fins issus de la paroi latérale des corps cardiaques et se dirigeant transversalement jusqu'aux muscles suspenseurs pariétaux du tentorium antérieur qui passent dans le voisinage, auxquels ils donnent des plaques motrices généralement assez belles. De tels nerfs ont déjà été signalés, quoique de façon très imprécise, par CAZAL (1948).

D'après ce que nous avons dit à propos des nerfs mandibulo-glandulaires, il nous est impossible de rapporter notre nerf *spt* à un métamère céphalique précis d'après la seule étude du système nerveux. Mais l'étude du muscle va nous permettre de préciser. Son insertion tentoriale se fait entre les muscles antennaires *rms* (que nous montrerons être deutocérébral) et *pps* (que nous montrerons être tritocérébral dans sa portion tentoriale). Le muscle *spt* remonte ensuite entre les muscles antennaires *pps* (portion tritocérébrale) et *rps* (que nous montrerons être deutocérébral). Ensuite

il passe entre le cerveau (protocérébrum) et la glande mandibulaire et s'insère sur le crâne en avant du muscle mandibulaire *adcm*, médialement à l'aire sensorielle *t57*, innervée par le nerf protocérébral *ntpp*. Ce nerf croise d'ailleurs la face antérieure du muscle en question. Ainsi ce muscle s'insère dorsalement dans une région morphologiquement très comprimée entre les métamères préantennulaire et mandibulaire. Il doit donc appartenir aux métamères deutocéphalique, tritocéphalique ou superlingual. Son trajet en dessous du cerveau est continuellement compris entre les domaines deuto et tritocéphaliques. Le plus simple est donc d'admettre que le muscle *spt* est soit deuto, soit tritocéphalique. Or, ce muscle est parfaitement homologue du muscle *mTd* du tentorium antérieur d'*Anurida* (DENIS, 1928) : mêmes rapports avec les organes voisins, innervation comparable. Or, chez *Anurida*, ce muscle s'insère sur le tentorium entre le muscle antennaire tritocéphalique *I* et le muscle appendiculaire maxillaire *III*. Son insertion tentoriale ne peut donc pas être deutocéphalique. Par conséquent, il est très probable que notre muscle *spt* (et son nerf moteur) soit tritocéphalique.

Notons que notre interprétation diffère de celle de DENIS. Cet auteur voyait en son *mTd* un intersegmentaire protocéphalique maxillaire, parce qu'il « s'attache sur le tentorium, sur une région sans doute maxillaire. En effet, des muscles franchement maxillaires (appendiculaires) s'attachent en avant et en arrière de leur insertion, sur la même face dorsale du corps tentorial ». Mais les descriptions de l'auteur montrent que le muscle en question s'insère au niveau des muscles maxillaires, mais latéralement à eux et, de ce fait, entre eux et des muscles tritocéphaliques (antennaire n° I) ; par conséquent, son insertion tentoriale peut très bien appartenir à un territoire métamérique antérieur au maxillaire ; d'ailleurs, chez *Thermobia*, aucun muscle maxillaire ne s'insère au voisinage de *spt*, aucun muscle maxillaire ne s'insérant sur la face antérieure du tentorium. D'autre part, DENIS n'a pas pu, faute de points de repère suffisants, démontrer la nature protocéphalique du tégument cranien où s'insère le muscle en litige. Nous voulons bien admettre que rien n'interdit de penser que *spt* soit un muscle intersegmentaire pouvant appartenir aux métamères protocéphalique à tritocéphalique, mais rien ne le prouve non plus. Aussi préférons-nous nous arrêter à l'hypothèse la plus simple et considérer le muscle *spt* comme tritocéphalique ; les interprétations générales de DENIS ne s'en trouvent affectées en aucune façon.

Le complexe hypocérébral des Collemboles a été très soigneusement décrit par DENIS. Comme c'est le plus complet que l'on connaisse, surtout celui d'*Anurida*, nous allons essayer d'homologuer les organes homologues chez *Anurida* et *Thermobia*.

Notre nerf protocérébral du corps cardiaque est évidemment l'homologue du nerf protocérébral descendant ; les nerfs deutocérébral et tritocérébral du corps cardiaque sont homologues au seul nerf postérieur du lobe ventral, que DENIS admet être essentiellement deutocérébral, mais aussi tritocérébral. Ainsi le nœud postcérébral d'*Anurida*, qui était devenu intracérébral chez *Onychiurus*, est situé dans le corps cardiaque de *Thermobia*. Ce nœud innerve le muscle *mTd*, homologue de notre *spt*, innervé par le corps cardiaque ; il est aussi l'homologue du ganglion supratentorial d'*Anurida* : leurs positions sont comparables et tous deux donnent à

l'aorte son innervation principale. Mais ce n'est pas tout ; le corps cardiaque est encore (au moins en partie : cf. *infra*, chap. IX) homologue au ganglion d'Hoffmann, tous deux innervant la glande mandibulaire. D'ailleurs, chez *Onychiurus* et *Tomocerus*, ganglion supratentorial et ganglion d'Hoffmann sont confondus. Ces homologues ne sont pas admises par CAZAL (1948). Mais DENIS (1949) a réfuté les arguments de cet auteur. Les corps cardiaques, comme nous le verrons plus loin, doivent être considérés comme des ganglions nerveux sympathiques ayant évolué dans le sens glandulaire. Cette évolution n'a pas eu lieu chez les Collembolés, où le sympathique pair est encore très primitif.

CHAPITRE VIII

LE LABIUM

A. — Squelette et musculature.

Nous avons déjà décrit et interprété ici même (CHAUDONNERET, 1948) le squelette et la musculature du labium de *Thermobia domestica*. Nous renvoyons le lecteur à ce travail, nous contentant de redonner notre schéma figure 32 et de rappeler très brièvement quelques points particulièrement importants.

Le labium de *Thermobia* est formé par la soudure, sur le plan sagittal, de deux appendices typiques ; les subcoxas forment la totalité du postmentum (*pm*). Le sternite labial ne prend pas part à la formation du sclérite postmental ; les restes de ce sternite doivent être recherchés sur la face dorsale du labium, au niveau de son insertion et surtout sur la face ventrale de l'hypopharynx, jusqu'aux bras supra-salivaires du suspensorium. On peut encore considérer comme vestige du sternite labial la portion de membrane collaire comprise entre les pieds du tentorium collaire (ceux-ci ayant valeur d'invaginations sternales labio-prothoraciques) et le post-mentum.

Le coxa 1 (en pointillé sur la figure) porte un endite : le lobe interne (*li*) ; il est séparé de son symétrique par un profond sillon sagittal. La paroi

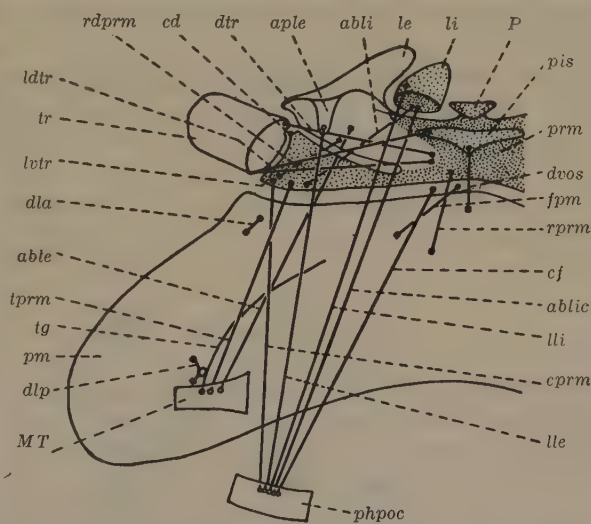


Fig. 32. — Schéma du squelette et de la musculature du labium, en vue dorsale. Les territoires appartenant au premier coxa sont en pointillé. Les petits carrés indiquent l'insertion ventrale des muscles, les petits cercles leur insertion dorsale. Quand une insertion est vue par transparence, le carré ou le cercle qui l'indique est en blanc. Pour la commodité du schéma, l'ordre des insertions sur le phragme postoccipital a été très légèrement modifié.

ventrale de l'orifice salivaire montre un sclérite (plaque infrasalivaire, *pis*) qui appartient au premier coxa. Le coxa 2 porte un endite : le lobe externe (*le*). Ces deux régions coxales forment le prémentum, et la limite intercoxale est soulignée par une profonde échancrure latérale du sclérite prémental.

L'articulation du palpe (= télodopite) sur le prémentum se fait au niveau d'une région mixte appartenant au coxa 1 et au coxa 2. L'articulation proprement dite, marquée par un condyle (*cd*) et une glène, s'est déplacée secondairement sur le premier coxa, du fait de l'extension ventrale considérable de cet article qui a rejeté le coxa 2 vers le haut.

La musculature est schématisée figure 32. Les résultats acquis à son sujet dans notre travail de 1948 peuvent se résumer dans le tableau ci-dessous où *Terg* signifie tergite ; *St*, sternite ; *Scx*, subcoxa ; *Cx*, coxa ; *Tel*, télodopite. Les autres abréviations sont les mêmes que sur les figures.

Morphologie des muscles labiaux.

FONCTION.	VALEUR morphologique.	NOTATION des muscles.	NOTATION DES INSERTIONS		
			proximales.	distales.	
Moteurs du Scx.	Terg-St	cf	phpoc	bss	
	St-Scx	dlp	mbd	pm	
		fpm	blor	pm	
Moteurs du Cx1.	Terg-Cx1	cprm	phpoc	prm	
		lli	phpoc	li	
		ablic	phpoc	li	
	St-Cx1	tg	MT	gs	
		ddos	blor	os	
		tprm	MT	prm	
	Scx-Cx1	dla	pm	mbd	
rprm		pm	prm		
dvos		pm	pis		
Moteurs du Cx2.	Intrinsèque Cx1	abli	prm	li	
	Terg-Cx2	lle	phpoc	le	
	St-Cx2	able	MT	le	
	Cx1-Cx2	rdprm	prm	prm	
	Cx1-Tel	ldtr	pis	trl	
		Cx2-Tel	lvtr	prm	trl
			dtr	prm	trl

La musculature extrinsèque du labium comprend des sterno-appendiculaires, des tergo-appendiculaires et des tergo-sternaux. Aucune autre pièce buccale ne présente une musculature aussi riche.

L'interprétation d'ensemble que nous donnons du labium est applicable à tous les Insectes dont le labium n'est pas trop modifié.

Ajoutons quelques données concernant le palpe labial. Il comporte quatre articles. Le premier est très petit, mais ne saurait être considéré comme un palpiger, comme le voudrait SPENCER (1924), puisqu'il possède une musculature motrice propre. Comme l'angulation la plus marquée est entre le deuxième et le troisième article, nous avons affaire à un trochanter, un fémur, un tibia et un tarse, ce que l'étude de la musculature confirmera (pour autant que cette nomenclature soit applicable au télépodite des pièces buccales). Les deux derniers articles sont aplatis et le dernier est pourvu de papilles sensorielles exsertiles, déjà figurées par plusieurs auteurs (ESCHERICH, 1904; LINDSAY, 1940; O'HARRA et ADAMS, 1942 notamment). Rien, dans le squelette labial, ne correspond à un palpiger, contrairement à ce que pensent O'HARRA et ADAMS. La musculature intrinsèque du palpe labial comprend les éléments suivants : *muscle flexeur du fémur* (origine sur le trochanter ; insertion sur la région apicale ventrale du fémur) ; *muscle extenseur du fémur* (origine sur le trochanter, insertion sur la région apicale dorsale du fémur) ; *muscle flexeur du tibia* (origine sur le trochanter, avec le flexeur du fémur, insertion sur la base ventrale du tibia) ; *muscle extenseur du tibia* (origine commune avec celle de l'extenseur du fémur, insertion sur la base dorsale du tibia) ; *muscle extenseur ventral du tarse* (origine sur la portion basale inférieure du tibia, insertion sur la base dorsale du tarse) ; *muscle extenseur dorsal du tarse* (origine au milieu de la face dorsale du tibia, insertion sur le tarse avec le précédent). Ainsi la disposition des éléments musculaires confirme l'interprétation donnée ci-dessus.

B. — Les glandes labiales.

La meilleure étude que nous ayons des glandes labiales du Lépisme est celle de BRUNTZ (1908), mais il s'est placé au point de vue du cyto-physiologiste ; sa figure 4, qui concerne *Lepisma saccharina*, est exacte, mais ne satisfait pas le morphologiste. Comme lui, nous distinguerons dans le complexe glandulaire labial deux parties : un rein labial et des glandes salivaires postérieures, ces dernières s'étendant fort loin dans le prothorax. Cet ensemble glandulaire présente un orifice unique : l'orifice salivaire (*os*), situé médialement, entre le labium et l'hypopharynx, au-dessus de la plaque infrasalivaire. Cet orifice est pourvu de muscles : deux dilateurs dorsaux et un dilatateur ventral, celui-ci n'étant certainement plus fonctionnel.

a. LE REIN LABIAL (fig. 33) est situé sous la masse sous-œsophagienne, contre le post-mentum. Nous y retrouvons, de chaque côté, le saccule, le labyrinthe et le canal excréteur signalés par BRUNTZ chez *Lepisma saccharina*, mais, chez *Thermobia*, le saccule, à cytoplasme fibrillaire, est situé transversalement à l'apex du prémentum, immédiatement derrière le petit muscle déprimeur antérieur du labium, et communique plus largement

avec le labyrinthe ; celui-ci, dont le cytoplasme est plus clair, plus développé que chez *Lepisma*, s'étend vers l'arrière, jusque dans le plan du trou occipital, puis se recourbe médialement pour se diriger vers l'avant et déboucher dans le canal excréteur par l'intermédiaire d'un collet. Les deux canaux excréteurs débouchent à l'extérieur par un court canal commun présentant deux expansions latérales qui reproduisent leur structure. Notons en passant que c'est entre ces diverticules et les canaux

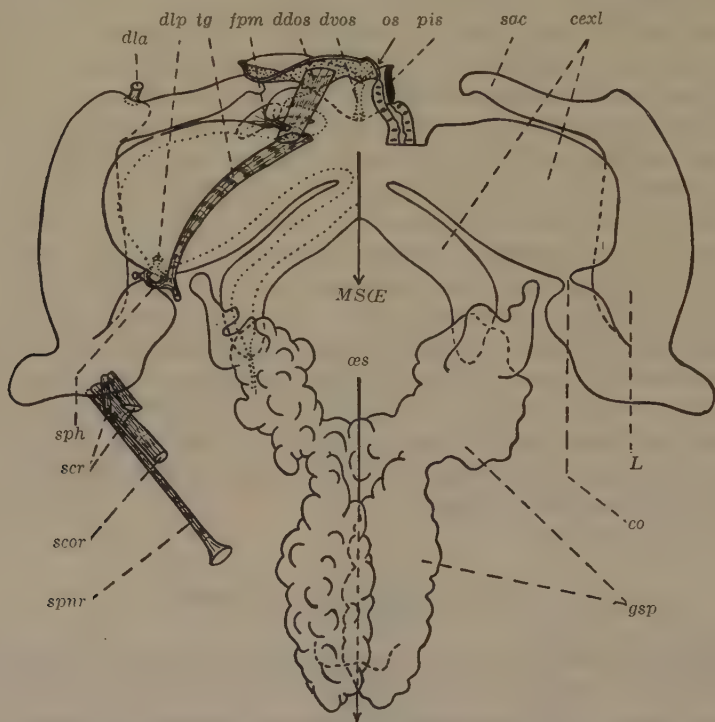


Fig. 33. — Les glandes labiales et leur musculature. En pointillé, à droite, la cavité des canaux excréteurs. A gauche, une partie de leur portion proximale a été enlevée, de façon à bien montrer l'orifice excréteur.

excréteurs pairs que passent les muscles régressés fulcro-postmentaux (*fpm*).

Le collet du rein labial est entouré par un sphincter (*sph*) formé par les muscles tentorio-glandulaires (*tg*) et dépresseur postérieur du labium (*dlp*). Cette musculature a été vue par BRUNTZ chez *Lepisma saccharina*, mais mal décrite : l'auteur pensait à tort que le collet était attaché au tégument par des fibrilles épidermiques faisant boucle autour du canal.

Le rein labial est en rapport très étroit avec un autre groupe musculaire qui n'a jamais encore été signalé : le groupe des suspenseurs du rein labial (fig. 33 et 34). Il s'agit de quatre muscles grêles qui semblent s'insérer sur la face postérieure du labyrinthe, sensiblement dans le plan du trou occipital. Les deux muscles les plus antérieurs, ou suspenseurs craniens

du rein labial (*scr*), prennent appui sur l'arête interne dorso-latérale du phragme postoccipital. Le muscle moyen, ou suspenseur collaire du rein labial (*scor*), s'attache sur la région dorso-latérale de la membrane collaire. Enfin le muscle le plus postérieur, ou suspenseur pronotal du rein labial (*spnr*), s'insère, par l'intermédiaire d'un court tendon, sur la région dorso-latérale du pronotum. En réalité, ces muscles ne s'insèrent pas directement sur le rein labial, mais sur la face postéro-dorsale de la formation tendineuse que nous avons décrite sous le nom de tentorium collaire, face qui est prothoracique. Par conséquent, ces muscles doivent s'interpréter comme des tergo-sternaux prothoraciques, ce que leur innervation par le nerf intercalaire ne contredit pas.

b. LES GLANDES SALIVAIRES POSTÉRIEURES

(glandes céphaliques postérieures de BRUNTZ). —

Ce sont des glandes acineuses compactes situées presque uniquement dans le prothorax et le mésothorax, entre les longitudinaux ventraux prothoraciques et les muscles chiasmatiques de la première

paire de pattes, au-dessus du système nerveux. Les deux glandes symétriques se soudent sur le plan sagittal, et leurs deux bords latéraux enveloppent les côtés du tube digestif. Ces glandes salivaires possèdent chacune un canal excréteur débouchant ensemble au point où les canaux excréteurs des reins labiaux se fusionnent. Ils ont la même structure histologique que ceux-ci. Notons que BRUNTZ, chez *Lepisma saccharina*, représente des canaux excréteurs des glandes salivaires très grêles et débouchant isolément dans les canaux excréteurs des reins labiaux. Les glandes salivaires postérieures et leurs canaux excréteurs forment un anneau par lequel passe le système nerveux, la région antérieure du complexe glandulaire étant infraneurale, les glandes salivaires supra-neurales.

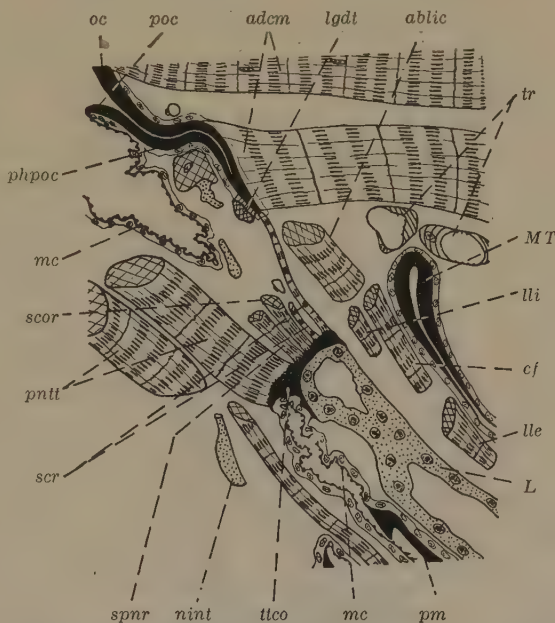


FIG. 34. — Portion de coupe longitudinale verticale intéressant le labyrinthe labial, une portion du tentorium collaire et les suspenseurs du rein labial.

C. — Innervation labiale.

Pour établir le plan de l'innervation labiale, nous avons étudié de nombreuses séries de coupes. Nous nous attendions à observer des variations individuelles, mais nous avons été surpris par leur importance :

les différences peuvent être considérables, même pour les deux moitiés d'un même labium. Aussi, après la description d'un type moyen, donnerons-nous d'autres exemples montrant l'amplitude de ces variations. Ces variations nous seront utiles pour l'interprétation du système nerveux labial.

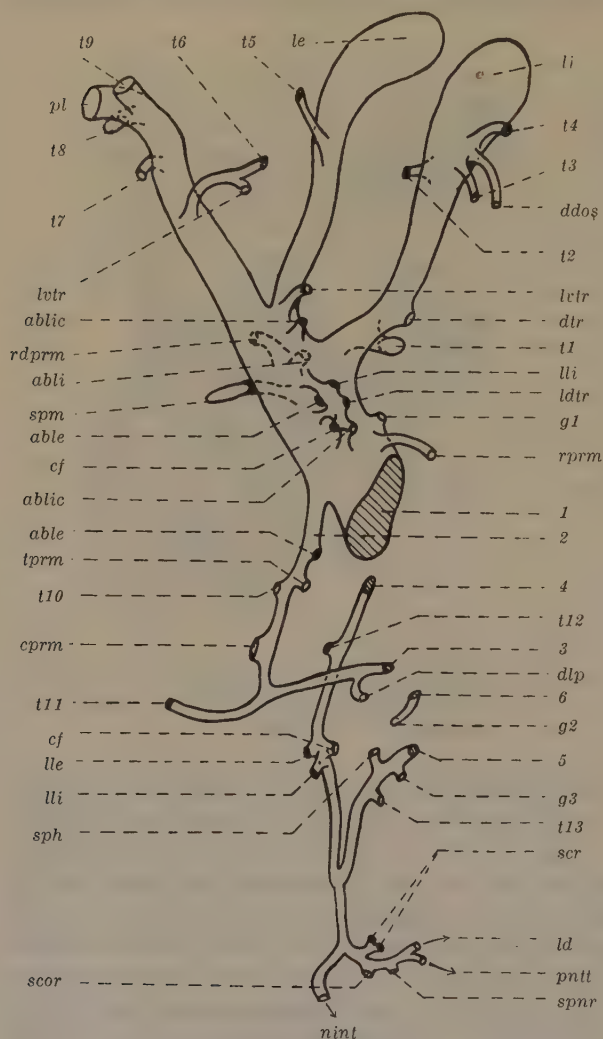


Fig. 35. — Le plan d'innervation labiale. Type ; vue dorsale du côté gauche. En hachures : insertion des nerfs sur la masse sous-œsophagienne. Les flèches indiquent que les nerfs d'où elles partent ne sont pas figurés en entier.

a. DESCRIPTION D'UN TYPE MOYEN (fig. 35 et 36). — Tous les nerfs qui innervent le labium partent latéralement et latéro-ventralement de la masse sous-œsophagienne, c'est-à-dire du neuromère labial. Le nerf principal — noté 1 — sort latéro-ventralement et se dirige latéralement vers l'apex du labium, puis se divise en trois branches principales se rendant respectivement au lobe interne, au lobe externe et au palpe.

Le nerf 1 passe entre le rein labial et les muscles *ablic* et *able*. Peu après sa sortie de la masse sous-œsophagienne, il envoie latéralement le nerf 2, dont nous reparle-

rons et, médialement, un nerf qui passe entre le canal pair du rein labial et le diverticule correspondant du canal impair pour aller innervier le rétracteur du prémentum (*rprm*). Un peu en avant de ce nerf et plus ventralement, sort un court rameau (*gI*) innervant le canal excréteur du rein labial. La face dorsale du nerf *I* porte une sorte de pont à deux arches sous lesquelles passent les muscles abaisseur cranien du lobe interne (*ablic*) (arche postérieure), qui y reçoit une innervation, et abaisseur du lobe externe (*able*) (arche antérieure), qui y reçoit aussi une innervation. Ce « pont » nerveux fournit également des plaques motrices aux muscles levateur dorsal du trochanter (*ldtr*), levateur du lobe interne (*lli*) et craniofuleral (*cf*), qui lui sont immédiatement superposés. Avant qu'il ne se divise, la face ventrale du nerf *I* envoie trois rameaux : l'un descend le long de la face postérieure du saccule glandulaire et innerve les soies distales du postmentum (*spm*), et les deux autres rameaux partent presque simultanément pour innervier les muscles abaisseur du lobe interne (*abli*) et réducteur du prémentum (*rdprm*) immédiatement sous-jacents.

La branche médiale du nerf *I* se dirige médialement vers le lobe interne, où elle s'épanouit en une grosse masse ganglionnaire recevant les excitations de nombreux sensilles. Peu après son départ du tronc principal, cette branche nerveuse envoie ventralement un nerf ganglionnaire (*tI*) pour les téguments du prémentum,

qui reçoivent un autre nerf ganglionnaire plus distal (*t2*). Un peu en avant du nerf tégumentaire postérieur, la branche nerveuse du lobe interne envoie, médialement et dorsalement, une innervation au muscle déprimeur du trochanter (*dtr*). Juste avant de pénétrer dans le lobe interne, la

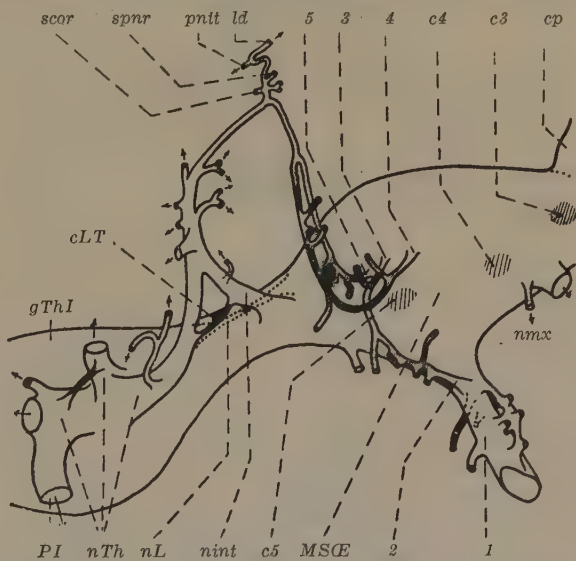


Fig. 36. — Le système nerveux labial, ses relations avec les nerfs prothoraciques. Vue latérale à comparer avec la figure 35.

branche nerveuse qui l'innerve donne deux nerfs (*t3* et *t4*) pour le tégument dorsal, le plus postérieur (*t3*) se rendant à l'hypoderme de la plaque infrasalivaire, et un troisième nerf, particulièrement difficile à voir, qui remonte latéralement à l'orifice salivaire pour se rendre au muscle dilatateur dorsal de l'orifice salivaire (*ddos*).

La branche moyenne du nerf *I* se dirige antéro-médialement vers le lobe externe, où elle s'épanouit en une masse ganglionnaire recevant

l'influx de nombreux sensilles et des organes chondotonaux que possède le lobe externe. Peu avant de pénétrer dans le domaine du lobe externe, cette branche nerveuse envoie médialement au muscle *dtr* un nerf (*t5*) pour le tégument dorsal ; au moment où la branche nerveuse du lobe externe quitte le tronc n° 1, elle donne, dorsalement, des innervations pour les muscles abaisseur cranien du lobe interne (*ablic*) et levateur

ventral du trochanter (*lvtr*), immédiatement sous-jacents.

La troisième branche du nerf 1 se rend dans le palpe ; avant de pénétrer dans le télépodite, elle envoie, dorsalement, un nerf mixte, bifide, qui se dirige médialement pour innervier le tégument de la base du lobe externe (*t6*) d'une part et le muscle levateur ventral du trochanter (*lvtr*) d'autre part.

Nous avons signalé plus haut le nerf n° 2, issu latéralement du nerf 1. Il se dirige vers l'arrière, entre les muscles abaisseur du lobe externe (*able*) et tentorio-prématal (*tprm*) qu'il innerve, donne peu après un filet pour les téguments dorsaux (*t10*), puis passe au-dessus du muscle cranio-prématal (*cprm*), auquel il fournit une large plaque motrice, se

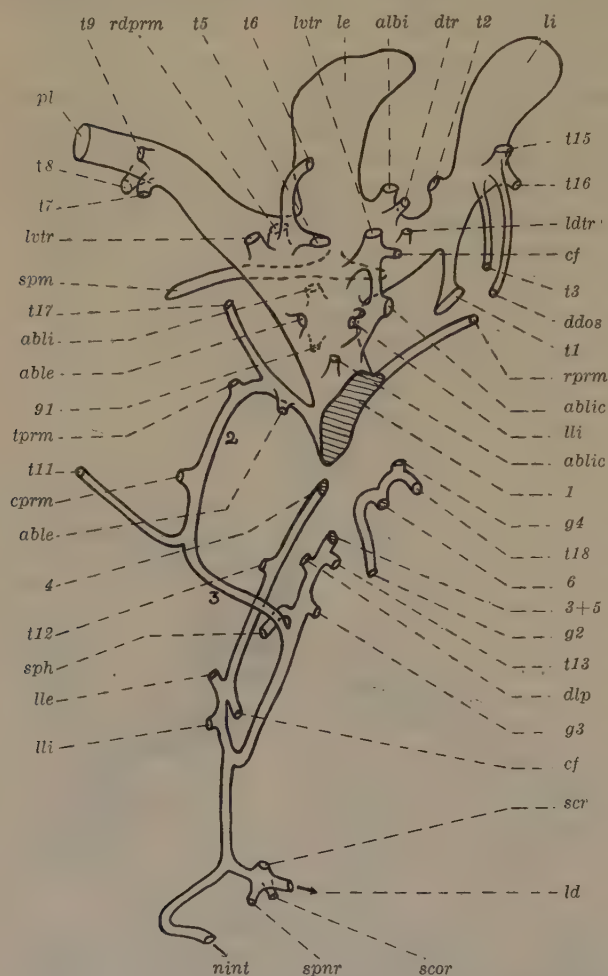


Fig. 37. — Le plan d'innervation labiale en vue dorsale, côté gauche. Variation I. Comparer avec les figures 35, 36, 38 et 39.

coude à angle droit et se dirige vers les téguments latéraux du postmentum (*t11*). Au niveau de ce coude, il reçoit une anastomose du nerf n° 3, issu de la région latérale du ganglion labial, passant entre les téguments dorsaux et le faisceau des muscles craniens et tentoriaux. Ce nerf n° 3 innervie la portion tentoriale du muscle déprimeur postérieur du labium (*dlp*).

Un peu en avant du nerf n° 3, la masse sous-œsophagienne donne naissance à un autre nerf, noté 4, qui, peu après sa sortie, innerve les téguments dorsaux (*t12*) ; il se dirige ensuite vers l'arrière, comprimé entre le labyrinthe et les muscles tergo-labiaux, qu'il innerve partiellement (muscle levateur du lobe externe *lle*, levateur du lobe interne *lli* et cranio-fulcral *cf*). En arrière de ces plaques motrices, le nerf 4 s'anastomose avec le nerf noté 5 qui sort de la masse sous-œsophagienne immédiatement en arrière et en dessous du nerf noté 3 et, après avoir innervé la glande labiale (*g3*), le sphincter péricollaire (*sph*) et le tégument postlabial (*t13*), en arrière de l'insertion postérieure du rétracteur du prémentum, rejoint le nerf n° 4. Une fois anastomosés, ces nerfs 4 et 5 remontent vers les régions postéro-latérales de la tête, s'anastomosent avec le nerf intercalaire (*nint*), lui-même anastomosé avec le nerf antérieur du ganglion prothoracique. Cette anastomose est homologue du nerf que DENIS a noté *y* dans le sympathique postérieur d'*Anurida*. Ce nerf intercalaire, après anastomose avec les nerfs labiaux, innerve des longitudinaux prothoraciques (*ld*) et des tergo-sternaux prothoraciques (*pntt*, *spnr*, *scor*, *scr* notamment). Enfin, le nerf noté 6 sort de la face ventrale de la masse sous-œsophagienne, à peu près au niveau des racines des nerfs 3 et 5 et donne une nouvelle innervation à la glande labiale, en *g2*.

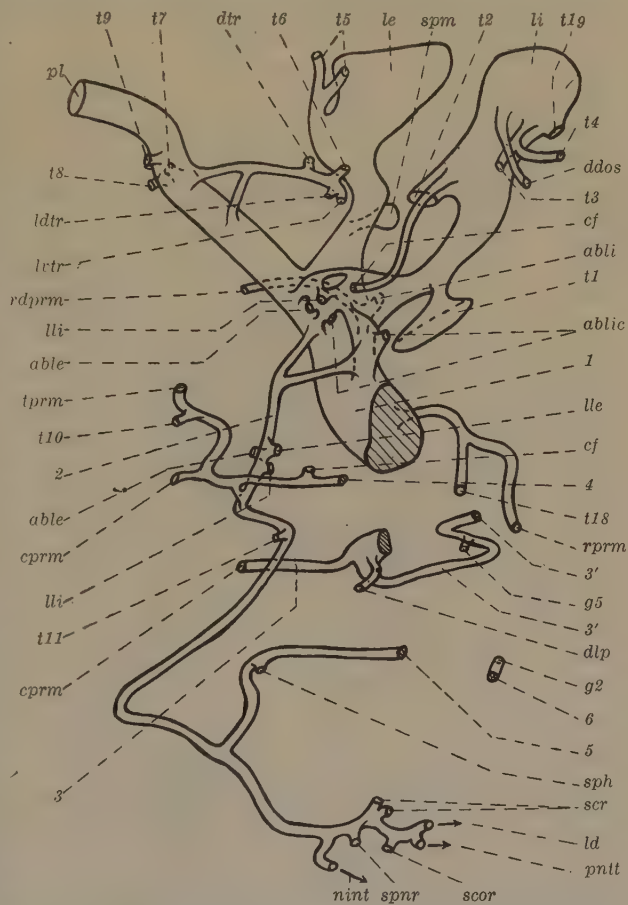


Fig. 38. — Le plan d'innervation labiale, en vue dorsale, côté gauche. Variation II. Comparer avec les figures 35, 37 et 39.

b. QUELQUES VARIATIONS. — La figure 37 représente un autre plan d'innervation observé. On remarque de nombreuses différences avec le type. Soulignons que le

« pont » nerveux du nerf n° 1 n'innerve plus les muscles *able* et *ldtr*, qui reçoivent alors respectivement leur innervation du nerf n° 1 et du nerf du lobe interne, tandis qu'il porte le nerf du muscle *lvtr* que, dans le premier cas, nous avions trouvé à la base du nerf du lobe externe. Les nerfs 3 et 5 émergent en même temps de la masse sous-œsophagienne et restent fusionnés sur une partie de leur trajet.

Les figures 38 et 39 représentent les côtés gauche et droit d'un même labium. Ils

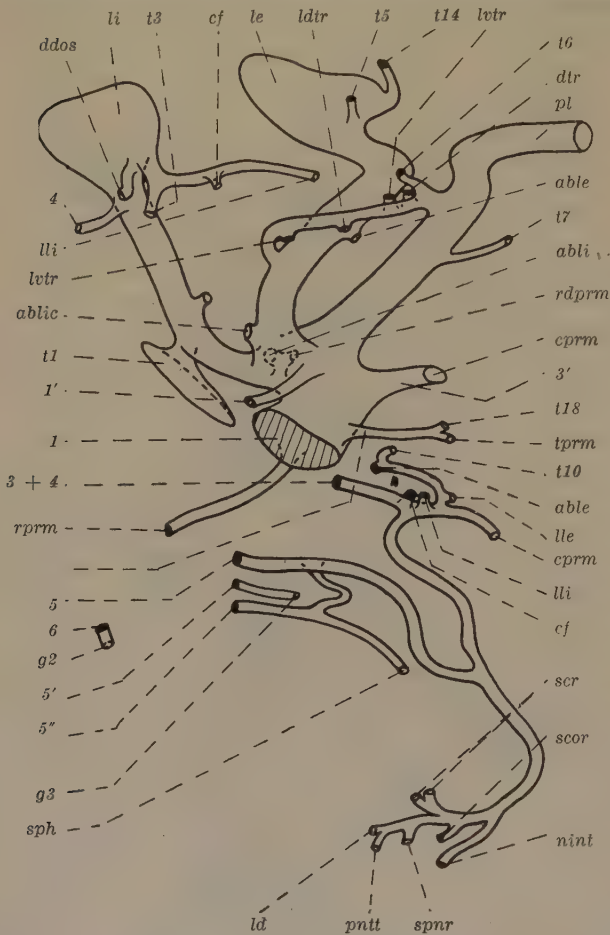


Fig. 39. — Le plan d'innervation labiale en vue dorsale, côté droit. Variation III. Les figures 38 et 39 représentent les dispositifs réalisés chez un même individu. Comparer ces figures entre elles et avec les figures 35 et 37.

présentent entre eux et avec le plan que nous avons pris pour type des différences remarquables. Dans le type, le nerf du palpe envoie un rameau mixte pour le muscle *lvtr* et le tégument. Ici (fig. 38), ce rameau a une racine double et innerve en outre les muscles *dtr* et *ldtr*, qui recevaient l'influx nerveux de la base des nerfs des lobes externe et interne ; de l'autre côté (fig. 39), le nerf en question innerve les mêmes muscles (deux plaques motrices pour le muscle *lvtr*), mais s'anastomose avec le nerf du lobe externe. Le muscle *cf*, que nous avons vu innervé par le « pont » du nerf n° 1, l'est ici par un rameau issu du nerf du lobe interne ; de même pour le muscle *lli*, mais seulement d'un côté (fig. 39). De ce même côté, on ne retrouve plus le « pont » du nerf n° 1, et ce nerf possède une racine double (1 et 1'). A gauche (fig. 38), le nerf n° 2 présente une racine double et une anastomose avec le nerf n° 4, alors qu'il n'est plus en relation avec le nerf n° 3 ; le muscle *cprmm* reçoit une plaque motrice des deux nerfs 2 et 3, tandis que le nerf 3 s'anastomose avec un filet nerveux.

Le nerf 3' issu de la face ventrale de la masse sous-œsophagienne, au même niveau. Le côté droit du même labium (fig. 39) présente un aspect tout différent de celui que nous venons de voir. Le nerf n° 2 n'innerve plus que les téguments et le muscle *tprmm* ; les autres muscles, normalement innervés par le nerf n° 2, le sont par les nerfs 3 et 4 partiellement fusionnés ; de ce côté, nous trouvons aussi deux innervations pour le muscle *cprmm*, mais la plus antérieure part directement du nerf n° 1. Le nerf n° 5 est curieusement triplé, et deux de ses branches (5 et 5'') sont anastomosées.

D. — Réflexions sur le système nerveux labial.

a. La répartition des nerfs et des innervations nous apparaît comme très variable et quelconque, un même nerf tenant sous sa dépendance des muscles et des territoires morphologiquement et physiologiquement très différents ; les nerfs sortent des ganglions labiaux sous-œsophagiens, cheminent, innervent les organes chacun pour son propre compte, se fusionnant ou se dissociant sans raison apparente.

b. Certains muscles (*cf*, *lli*, *ablic*, *able*) présentent toujours une double innervation (tout au moins sur les nombreuses séries de coupes étudiées) ; d'autres n'en présentent jamais qu'une seule ; d'autres enfin en présentent tantôt une, tantôt deux (*cprm*, *abli*, *ltr*), et toutes ces innervations proviennent indubitablement du seul neuro-mère labial. D'autre part, les muscles qui reçoivent une double innervation constante appartiennent à tous les domaines morphologiques du labium. On est donc conduit à penser que tout muscle labial (et nous verrons qu'il en est

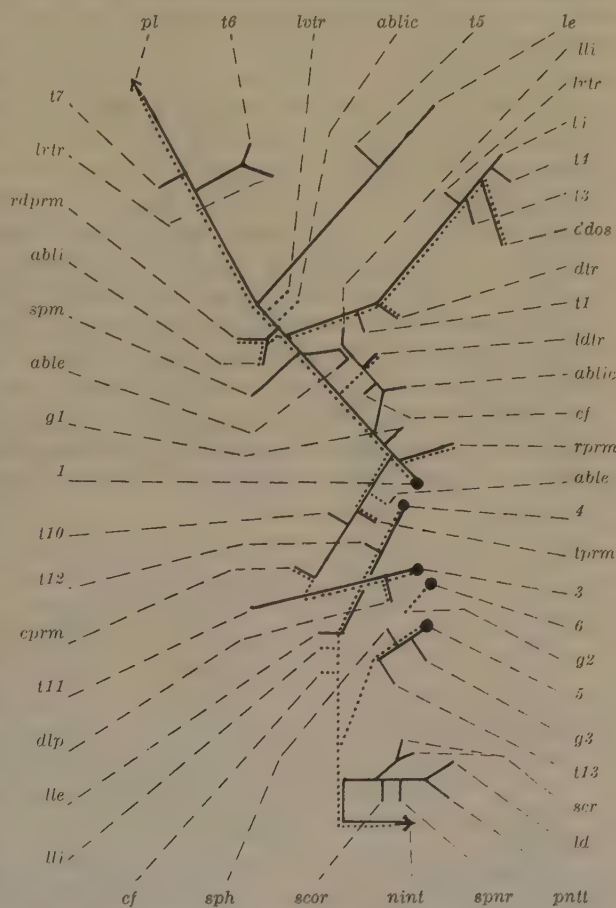


Fig. 40. — Schéma d'interprétation du plan d'innervation labiale. Côté gauche en vue dorsale. Les cercles noirs figurent les points d'émergence des nerfs. Les traits pointillés figurent les nerfs sympathiques.

ainsi pour la musculature des autres pièces buccales) reçoit typiquement une double innervation, les deux innervations d'un muscle donné pouvant être distinctes ou confondues. Cette idée est encore étayée par l'étude de l'innervation du muscle *cprm*. La figure 35, par exemple, ne nous montre qu'une seule innervation de *cprm*, qui peut recevoir des fibres des nerfs 2 et 3 qui sont anastomosés, tandis que, sur la figure 38, ces mêmes nerfs

ne contractent aucune relation entre eux : chacun d'eux donne alors une plaque motrice au muscle en question.

Nous pouvons donc admettre que chaque muscle labial reçoit deux innervations labiales, que nous dirons l'une centrale et l'autre sympathique. On peut tenter d'inscrire sur un schéma cette dualité du système nerveux. C'est ce que nous avons essayé de faire sur la figure 40. Nous ne prétendons pas que ce schéma corresponde effectivement dans tous ses détails à la réalité : ce schéma, faute de mieux, est à considérer comme une première approximation. Nous retrouverons cette dualité dans l'innervation de la maxille et de la mandibule. Elle doit correspondre à la nécessité physiologique d'une coordination poussée des divers mouvements des pièces buccales. Il est très probable qu'on la retrouve chez bien d'autres Insectes. Par exemple, JANET parle de sympathique labial chez les Fourmis, et BADONNEL a signalé plusieurs anastomoses entre des nerfs appendiculaires issus d'un même neuromère chez les Psoques.

c. Nous n'avons jamais pu trouver l'innervation des muscles *dla*, *dvos* et *fpm*, ce qui n'a rien de surprenant, ces muscles étant très régressés.

d. Les ganglions sous-césophagiens labiaux innervent totalement et exclusivement les muscles et les territoires labiaux ; nous avons reconnu l'existence d'une anastomose constante entre les nerfs labiaux 4 et 5, d'une part, le nerf intercalaire et le premier nerf thoracique, d'autre part. Le nerf intercalaire comprend des fibres thoraciques et des fibres labiales avec prédominance de celles-là (DENIS, BADONNEL).

CHAPITRE IX

LA MAXILLE

A. — Le squelette (fig. 41 à 43).

Comme toute maxille broyeuse typique, la maxille de *Thermobia* comprend un stipes porteur d'un palpe, d'un lobe externe et d'un lobe interne. Le stipes s'articule au crâne par l'intermédiaire d'un cardo. Ces sclérifications n'intéressent guère que la face postérieure (ou ventrale) de la maxille, dont la cavité communique largement avec celle de la tête et de l'hypopharynx. L'ensemble de l'appendice est relié à la tête par une membrane articulaire assez développée pour lui permettre des mouvements suffisants. L'ensemble de l'appendice porte des organes sensoriels de types variés.

Le *cardo* (*ca*) est un épais sclérite allongé perpendiculairement à l'axe de la tête. Il présente non pas un condyle, mais une glène (*gm.x*) qui s'articule à un condyle (*cm.x*) porté par la face inféro-ventrale du crâne, juste en avant de l'orifice de l'invagination métentoriale.

Le *stipes* (*st*) est allongé perpendiculairement au cardo, auquel il s'articule syndétiquement. Sa marge médiale ventrale présente un rebord où s'insèrent la plupart des muscles tentorio-maxillaires, tandis que sa face externe présente une orbite pour l'articulation du palpe.

L'extrémité apicale du stipes porte les lobes interne et externe; ceux-ci sont mobiles, bien qu'il n'y ait pas entre eux d'articulation proprement dite, mais de simples amincissements de la chitine.

Le *lobe externe* ou *galea* (*ga*), essentiellement sensoriel, est arrondi à son apex et recouvre partiellement le lobe interne. Il porte des soies sensorielles à apex simple ou bifide, de dimensions diverses; en outre, il porte à son extrémité distale de très beaux sensilles basiconiques.

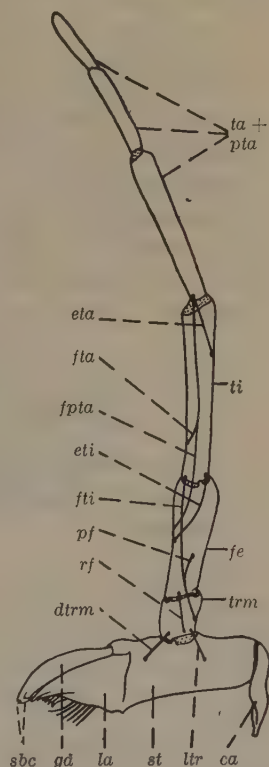


Fig. 41. — La maxille, en vue postérieure. On a porté schématiquement la musculature du palpe. La chætotaxie n'est pas figurée.

Le *lobe interne* ou *lacinia* (*la*), essentiellement masticateur, est très fortement induré, d'aspect grossièrement triangulaire, de même que sa section. Son apex est garni de trois dents, tandis que son bord subapical médial présente sept minces lamelles chitineuses odontoïdes. Toujours sur le même bord, mais plus proximale, six fortes soies bifides à leur apex sont implantées obliquement vers l'avant, sur des bases très saillantes. Ces soies sont des organes sensoriels qui jouent en même temps un rôle de nettoyage de la cavité prébuccale (ou cibarium).

Le bord médial de la *lacinia* se prolonge, à l'intérieur même de la cavité maxillaire, par un très fort apodème bifide qui sert à l'insertion d'un puissant muscle double.

Le *palpe* (*pmx*), composé de six articles, est un organe sensoriel hérissé de soies. L'angulation la plus marquée est entre le troisième et le quatrième article ; pourtant il ne s'agit pas là du genou, car les articulations dicondyliennes n'existent qu'entre le stipes et le premier article, le premier et le deuxième, le deuxième et le troisième articles. De plus, l'agencement de ces articulations montre que le premier et le deuxième articles doivent être considérés respectivement contre trochanter et fémur : l'axe d'articulation du trochanter sur le stipes est horizontal (le stipes étant supposé vertical, c'est-à-dire en position morphologique) ; celui du deuxième sur le premier est vertical ; celui du troisième sur le second est horizontal ; les articulations suivantes ne présentent pas de condyles et leurs axes sont tous horizontaux. On doit donc considérer le palpe comme formé d'un trochanter, d'un fémur, d'un tibia et d'un tarse triarticulé. L'étude de la musculature confirmera cette façon de voir.

B. — La musculature (fig. 12, 42 et 43).

La musculature maxillaire, qui permet des mouvements très complexes, comprend des muscles craniens, des muscles tentoriaux et des muscles intrinsèques.

a. MUSCLES CRANIO-MAXILLAIRES. MUSCLES RÉTRACTEURS LATÉRAL ET MÉDIAL DU CARDO (*rl* et *rm*). — Origine sur la région la plus latérale du bord postérieur du phragme postoccipital (rétracteur latéral) et sur la crête du phragme postoccipital (rétracteur médial), médialement au précédent. Insertion mobile simultanée sur la face supérieure du cardo, dans une forte dépression immédiatement distale à la glène articulaire.

Muscle flexeur crânien de la lacinia (*fcl*). — Origine contre le rétracteur latéral du cardo ; insertion mobile sur la face médiale de la base de l'apodème de la *lacinia*.

b. MUSCLES TENTORIO-MAXILLAIRES. MUSCLE PROTRACTEUR DU CARDO (*prc*). — Origine sur la face inférieure de l'angle latéro-postérieur du tentorium antérieur ; insertion sur la concavité du cardo. Antagoniste des rétracteurs du cardo.

Muscles adducteurs antérieurs du stipes (*ata1*, *ata2* et *ata3*). — Origine sur la face inférieure du tentorium antérieur, en avant du précédent. Insertion distale sur le rebord médial du stipes (*ata1* et *ata2*) et sur une saillie de la face ventrale du stipes (*ata3*), un peu en arrière de la *lacinia* (*cr*, fig. 42).

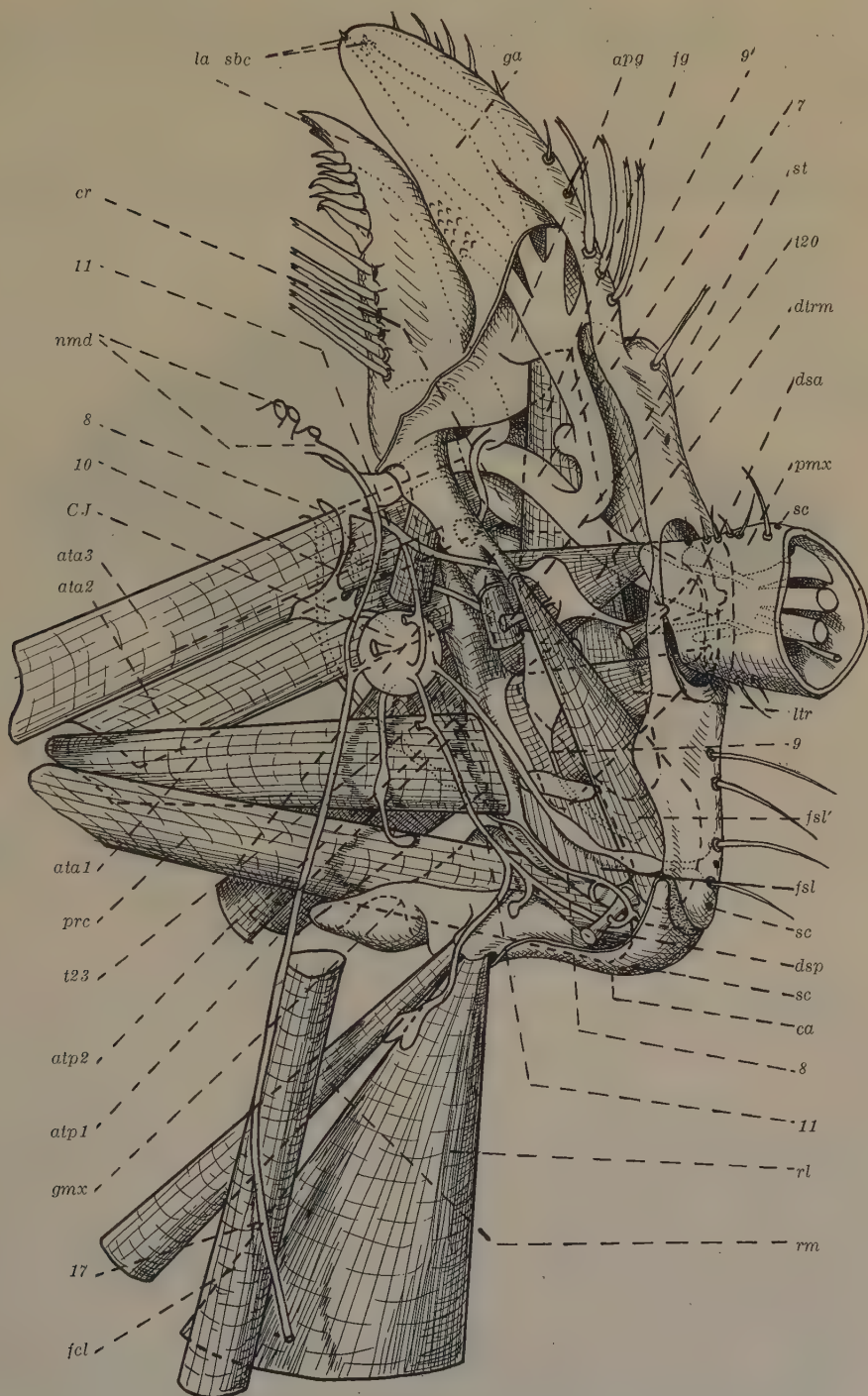


Fig. 42. — La maxille, sa musculature et son innervation en vue dorso-latérale.
ANN. DES SC. NAT., ZOOL., 11^e série, 1950. XII, 14

Muscles adducteurs postérieurs du stipes (atp1 et atp2). — Origine sur le tentorium postérieur (face inférieure pour *atp2*, face antéro-inférieure pour *atp1*). Insertion distale sur le rebord médial du stipes, marginalement à celles des muscles *ata1* et *ata2*.

Les muscles tentoriaux n'ont pas d'antagonistes.

c. MUSCLES INTRINSÈQUES. MUSCLE FLEXEUR STIPITAL DE LA LACINIA (*fsl* et *fsl'*). — Puissant muscle formé de deux faisceaux s'insérant distalement sur l'extrémité bifide

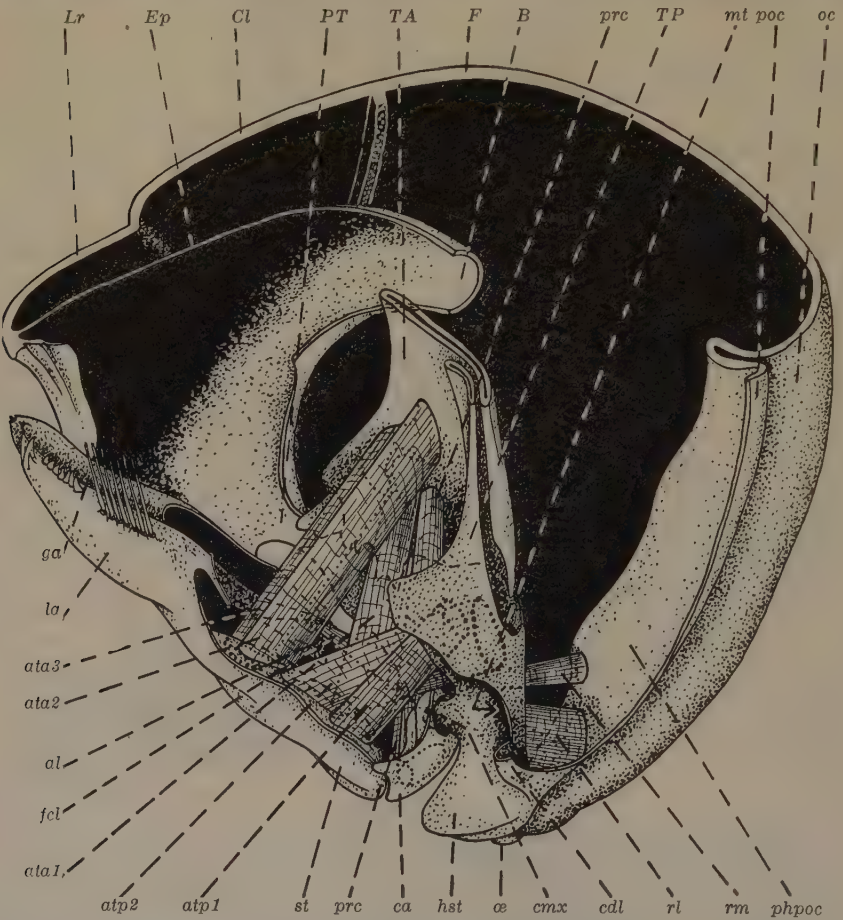


Fig. 43. — La musculature extrinsèque de la maxille. Ses rapports avec le tentorium et le crâne. Vue médio-ventrale. La capsule céphalique est supposée coupée sagittalement, la moitié gauche étant enlevée. L'hypopharynx est supposé enlevé.

de l'apodème lacinal; l'insertion proximale occupe presque toute la région postérieure du stipes. Pas d'antagoniste, le mouvement contraire étant réalisé par la seule élasticité de la chitine.

Muscle flexeur de la galea (fg). — Origine sur le stipes, en avant du muscle précédent; insertion distale à la base du lobe externe, sur une saillie transverse. Le mouvement contraire est assuré par l'élasticité de la chitine.

On remarque que la musculature de la lacinia est beaucoup plus importante que

celle de la galea : le lobe interne étant masticateur doit fournir des efforts beaucoup plus considérables que la galea.

Muscle levateur du trochanter (ltr). — Origine entre celles de *fg* et de *atal*, insertion mobile sur le bord postéro-ventral de la base du trochanter.

Muscle déprimeur du trochanter (dtrm). — Origine sur le stipes en avant du précédent, dont il est antagoniste ; il passe entre les flexeurs stipital de la lacinia et de la galea et s'insère sur le bord proximal du trochanter, en un point diamétralement opposé à l'insertion distale de *ltr*.

Muscle déprimeur stipital antérieur (dsa). — Ce muscle et le suivant n'ont jamais été signalés chez aucun Insecte. Ils sont très régressés et se présentent sous l'aspect de courtes formations fibro-tendineuses. Le muscle *dsa* semble le moins régressé des deux, car il montre encore quelques fibres éosinophiles où, toutefois, on ne retrouve aucune trace de striation transverse. Malgré l'état de régression très avancé de ces deux muscles, nous avons eu la surprise de leur trouver des restes de plaques motrices.

Le *déprimeur stipital antérieur* est situé entre les muscles *ltr* et *dtr*, non loin de l'orbite du palpe, et s'insère sur le stipes, d'une part sur sa face ventrale sclérifiée, d'autre part sur sa face dorsale membraneuse.

Muscle déprimeur stipital postérieur (dsp). — Il réunit également les deux faces du stipes, mais son insertion ventrale est au bord proximal du stipes, entre les insertions des muscles *fsl* et *fsl'*, d'une part, et de la syndèse stipito-cardinale d'autre part.

Muscles intrinsèques du palpe. — Nous serons très bref à leur sujet (fig. 41). Chacun des trois articles proximaux comporte la musculature motrice de l'article suivant, ce qui confirme l'interprétation des articles du palpe que nous avons donnée plus haut. Le trochanter présente un rétracteur (*rf*) et un protracteur (*pf*) du fémur, dont certaines fibres se prolongent jusqu'à la base du tibia (flexeur du tibia, *fti*). Le fémur donne insertion à un extenseur du tibia (*eti*). Le tibia donne insertion à deux muscles que l'on peut nommer, par voie d'homologie, bien que leurs insertions distales soient confondues, le flexeur (*fta*) et l'extenseur (*eta*) du tarse. Enfin, au flexeur du tarse s'adjoit un muscle issu du fémur (*fpta*). L'ensemble *fpta* + *fta* ressemble beaucoup à un flexeur du pré-tarse tel qu'on en connaît de très nombreux exemples dans les pattes des Insectes. Nous sommes donc en droit d'affirmer que le palpe maxillaire de *Thermobia domestica* est composé d'un trochanter, d'un fémur, d'un tibia terminé par trois pseudo-articles ayant valeur de tarse et de pré-tarse fusionnés. La musculature du palpe maxillaire est remarquablement comparable à celle d'une patte typique.

C. — Interprétation de la maxille.

L'interprétation morphologique de la maxille est loin d'être évidente. Quelques remarques sur la musculature vont cependant nous permettre d'approcher la solution de ce problème.

Les muscles *dtrm* et *ltr* sont évidemment homologues des *dtr* et *ltr* du labium. Il s'ensuit que le palpe maxillaire, tout comme le palpe labial, représente le télopodite de l'appendice, et que les insertions stipitales des muscles *dtrm* et *ltr* appartiennent au domaine du deuxième coxa.

La musculature motrice de la lacinia rappelle tout à fait celle du lobe interne labial : dans les deux cas, on a des muscles craniens et des muscles intra-appendiculaires : *fcl* et *fsl* + *fsl'*, d'une part, *lli* et *abli*, d'autre part, qui sont évidemment respectivement homologues (on ne retrouve pas, dans la maxille, l'équivalent du *ablic* labial). Il est donc logique de rapporter la lacinia maxillaire au premier coxa, tout comme le lobe interne labial.

Le flexeur de la galea n'a pas d'homologue dans la musculature labiale. Peut-être vaut-il le *fg* de *Machilis* (CHAUDONNERET, 1948) ? Mais la galea maxillaire est certainement l'équivalent morphologique du lobe externe labial ; d'autre part, l'insertion proximale de *fg* se faisant contre celle de *ltr* et du côté du palpe appartient certainement au deuxième coxa. Ceci confirme cela. La limite entre les deux domaines coxaux passe donc entre les insertions proximales des muscles *fsl* et *fsl'*, d'une part, *ltr* et *fg*, d'autre part. Elle passe également entre galea et lacinia.

Que représente le petit muscle *dsa* ? Ses deux insertions sont stipitales ; elles appartiennent forcément à deux articles différents. Son insertion ventrale se faisant entre celles des muscles *dtrm* et *ltr*, d'une part, l'orbite du palpe, d'autre part, est secondicoxale ; son insertion dorsale est, par conséquent, primicoxale. On peut alors homologuer le muscle maxillaire *dsa* au muscle labial *rdprm*.

FONCTION	VALEUR morphologique.	NOTATION des muscles.	NOTATION DES INSERTIONS	
			proximales.	distales.
Moteurs du Scx.	Terg-Scx	rl rm	phpoc phopc	ca ca
	St-Scx	atp1 atp2	TP TP	st st
	Terg-Cx1	fcl prc	phpoc TA	al ca
	St-Cx1	ata1	TA	st
Moteurs du Cx1.		ata2	TA	st
		ata3	TA	st
	Scx-Cx1	dsp	mbd	st
	Intrinsèques Cx1	fsl fsl'	st st	al al
Moteurs du Cx2.	Cx1-Cx2	dsa	mbd	st
	Intrinsèque Cx2	fg	st	ga
Moteurs du Tel.		ltr	st	trm
	Cx2-Tel	dtrm	st	trm

Examinons maintenant le petit muscle *dsp*. Ses deux insertions sont également stipitales ; elles appartiennent alors à deux régions morphologiquement différentes. Ses insertions sont très éloignées du domaine du coxa 2 ; elles ne peuvent appartenir qu'à d'autres territoires : coxa 1 ou subcoxa. Par conséquent, ce muscle, étant donné ce que nous avons déjà

appris, prouve l'existence d'un domaine appendiculaire subcoxal maxillaire. La position de l'insertion ventrale de *dsp* nous conduirait à penser qu'elle appartient au domaine primicoxal, la dorsale étant alors subcoxale ; cette façon de voir a l'avantage de donner la même orientation aux muscles *dsp* et *dsa* ; ce muscle *dsp* est évidemment homologue du *dla* labial, mais il y a inversion de la valeur morphologique des insertions.

FONCTION	VALEUR morphologique.	NOTATION DES MUSCLES	
		labiaux.	maxillaires.
Moteurs du Scx.	Terg-St	cf	
	Terg-Scx		rl + rm
	St-Scx	dlp fpm	atp
	Terg-Cx1	èprm lli ablic	prc fcl
Moteurs du Cx1.	St-Cx1	tg ddos tprm	ata
	Scx-Cx1	dla rprm dvos	dsp
	Intrinsèque Cx1	abli	fsl + fsl'
Moteurs du Cx2.	Terg-Cx2	lle	
	St-Cx2	able	
	Cx1, Cx2	rdprm	dsa
	Intrinsèque Cx2		fg
Moteurs du Tel.	Cx1-Tel	ldtr	
	Cx2-Tel	lvtr dtr	ltr dtrm

Examinons maintenant les muscles tentorio-stipitiaux. Le tentorium ayant valeur d'apodème sternal, ce sont des sterno-appendiculaires ; leurs insertions distales peuvent, *a priori*, appartenir à l'un ou l'autre des domaines du subcoxa, du premier ou du second coxa, comme elles le font effectivement pour les muscles correspondants du labium. Le muscle *ata3* s'insère au niveau du lobe interne ; il est alors fort probable que cette insertion soit primicoxale (l'étude du système nerveux confirmera cette

façon de voir) ; il serait alors homologue du *tprm* labial. Les muscles *ata1* et *ata2* étant encore plus éloignés des muscles du *cx2* (*ltr*, *dtrm*, *fg*), il est logique de les rapporter au subcoxa, ou, au plus, au coxa 1. Pour nous, il s'agit de muscles sternocoxaux 1, nous verrons pourquoi tout à l'heure. Les muscles *atp1* et *atp2* sont encore plus marginaux que les précédents. Ils seraient alors probablement subcoxaux et correspondraient au muscle *dlp* du labium. Rien, dans l'étude de la musculature, ne nous permet d'attribuer le protracteur du cardo au *cx1* plutôt qu'au subcoxa. Il en est de même pour les rétracteurs du cardo. Quelques remarques sur le système nerveux nous permettront d'interpréter *prc* comme un sterno-coxal 1 (homologue labial *cprm*) et les rétracteurs du cardo comme des tergo-subcoxaux.

En résumé, au cours de cette étude sur la musculature maxillaire, nous avons pu tracer les limites proximales des domaines télopodial et secondicoxal ; s'il nous est impossible de déterminer avec certitude la frontière entre le subcoxa et le premier coxa, nous pouvons néanmoins affirmer qu'il existe, dans la maxille, un domaine subcoxal. Nous pouvons dire aussi que la syndèse stipitocardinale ne correspond pas entièrement ou même pas du tout à la limite subcoxo-coxale 1, car, en plus des motifs qui ressortent de ce qu'on vient de dire, on aurait très certainement, dans ce cas, un ou des muscles reliant le cardo au stipes.

Nous pouvons, comme nous l'avons fait pour les muscles labiaux, résumer la morphologie des muscles maxillaires dans le tableau ci-dessus (p. 212), où les mêmes conventions sont utilisées.

Nous pouvons également résumer les homologues entre les muscles maxillaires et les muscles labiaux de la façon suivante : (Voir tableau p. 213.)

D. — Innervation (fig. 42 et 44).

Le plan d'innervation varie d'un individu à l'autre et, pour un même individu, il peut varier de la maxille droite à la maxille gauche. Mais, ici, les variations sont beaucoup moindres que dans le cas du labium. Aussi nous nous contenterons de les signaler, ne croyant pas nécessaire de les décrire.

L'innervation de la maxille est assurée entièrement par deux nerfs notés 7 et 8, issus de la masse sous-céphalique, au niveau des ganglions maxillaires.

Le nerf n° 7, le plus gros, donne trois branches : une branche sensorielle 10' pour la lacinia, qui envoie également un filet nerveux (*t21*) à l'hypoderme de l'apodème lacinal ; une branche mixte 9' pour la galea, donnant également innervation au flexeur de la galea ; une branche mixte se rendant dans le palpe et passant au-dessus de *fg*, au-dessous de *dtrm*, en avant de *dsa*.

Peu après sa sortie de la masse sous-céphalique, le nerf 7 envoie un rameau noté 11-11', qui passe au-dessus de *fcl*, puis entre les deux parties

de l'apex de l'apodème lacinial, s'étale sur *dtrm*, qu'il innerve en même temps qu'il donne un rameau *t20* pour le tégument dorsal, passe derrière *dsa*, qu'il innerve, et va rejoindre le nerf 7 dans la base du trochanter. Au niveau de la plaque motrice de *dtrm*, le nerf 11' envoie vers l'arrière une branche notée 9 qui innerve *fg* (deuxième innervation), passe entre *fsl* et *ltr*, innerve ce dernier, puis aboutit au tégument ventral en *t22*, juste en avant des pieds de *fsl* et *fsl'*.

Lorsqu'il passe au-dessus de *fcl*, le nerf 11 envoie vers l'arrière une branche, toujours notée 11, qui passe latéralement à la glande que nous avons signalée (CHAUDONNET, 1946) sous le nom de corps jugal et envoie une anastomose à son revêtement nerveux ; de part et d'autre de cette anastomose, il innerve le tégument membraneux dorsal, puis, poursuivant son trajet vers l'arrière, remonte un peu sur les rétracteurs latéral et médial du cardo qu'il innerve.

Partant du nerf 7, proximalelement au nerf 11, une courte branche, notée 10, fournit les plaques motrices des muscles notés *ata2* et *ata3*, qu'elle relie ensuite au revêtement nerveux du corps jugal.

Un autre nerf maxillaire, noté 8, sort de la masse sous-cesophagienne, un peu en arrière du nerf 7 ; il passe médialement aux muscles *ata2* et *ata3* et envoie entre eux une anastomose pour leurs plaques motrices et une autre pour le nerf 9. Il continue ensuite son trajet vers l'arrière, en restant médial aux muscles stipito-tentoriaux, puis, se dirigeant latéralement, passe entre *ata1* et *prc*, innerve le tégument ventral postérieur du stipes (*t24*), contourne en innervant le tégument du cardo (*t25*), le muscle *dsp* auquel il donne encore une très petite plaque motrice (ce qui est assez surprenant, ce muscle étant très régressé) et, avant de s'anastomoser avec le nerf 11, innerve encore le tégument du cardo (*t26*), non loin des pieds des muscles *rl* et *rm*.

Du revêtement nerveux du corps jugal partent encore : un nerf (sans notation sur les figures) pour les muscles *ata1* et *prc* ; un nerf, noté 13, pour les deux faisceaux du muscle flexeur stipital de la lacinia et les soies latéro-postérieures du stipes (*t28*) ; un nerf très court pour le tégument dorsal membraneux (*t27*).

De la masse sous-cesophagienne, en avant des nerfs maxillaires, part le nerf mandibulaire sympathique (Cf. *infra*) n° 17, qui semble pénétrer dans le domaine maxillaire (il est, en réalité, à la limite entre les deux domaines maxillaire et mandibulaire) pour se rendre dans les régions occipitales de la tête, qui, comme nous le verrons, font partie des territoires mandibulaires ; au cours de son trajet, il passe très près du corps jugal, au revêtement nerveux duquel il envoie une anastomose.

E. — Réflexions sur le système nerveux maxillaire

Le système nerveux maxillaire se présente sous l'aspect d'un réseau complexe que l'on peut traduire de façon plus claire sur le schéma fig. 44.

En examinant ce schéma, on remarque que les innervations des diverses régions morphologiques de la maxille sont groupées sur certains nerfs. Ainsi tous les muscles indubitablement secondicoxaux (*ltr*, *dtrm* et *fg*) sont innervés par les nerfs 9 et 9'. Tous les muscles indubitablement primicoxaux (*fsl*, *fsl'*, *fcl* et *ata3*) sont innervés par le nerf 10 et ses ramifications à partir du corps jugal (y compris le nerf 13). Il nous semble alors très logique de rapporter également les muscles *ata2*, *ata1* et *prc* au coxa 1 plutôt qu'au subcoxa (l'étude de la musculature ne nous ayant pas permis de choisir entre ces deux interprétations). Le muscle *dsp* étant subcoxo-coxal 1 appartient au subcoxa, auquel nous avons également rapporté les muscles *atp1* et *atp2*. Or tous ces muscles sont innervés par le nerf 11 et son

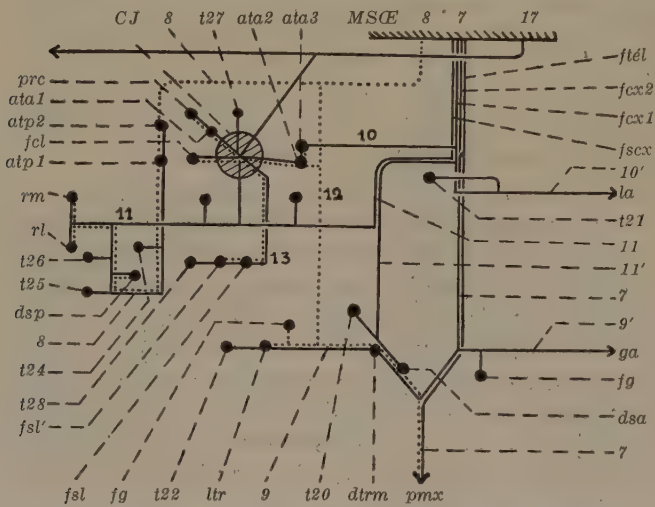


Fig. 44. — Schéma d'interprétation du système nerveux maxillaire. Les fibres télodiales coxales 1, coxales 2 et subcoxales sont représentées isolément. En pointillé : les fibres sympathiques. Les deux innervations non notées sont des innervations tégumentaires de la face dorsale du stipes : *t23* et *t29*.

la maxille une dualité d'innervation des muscles tout à fait comparable à celle que nous avons trouvée pour le labium.

Ce que nous savons déjà du système nerveux labial et ce que nous venons d'apprendre du système nerveux maxillaire nous conduit normalement à faire du nerf 8 un nerf sympathique. Grâce à son anastomose (notée 12) avec le nerf n° 9 et son anastomose avec les plaques motrices de *ata2* et *ata3*, ce nerf entre en relations relativement simples avec tous les autres. C'est le seul nerf que l'on puisse logiquement qualifier de sympathique.

Nous pouvons donc maintenant tracer le trajet des fibres subcoxales (*fscx*), primicoxales (*fclx1*), secondicoxales (*fclx2*) et télodiales (*ftél*) et sympathiques sur le schéma figure 44.

Les remarques que nous venons de faire sur le système nerveux maxil-

anastomose avec le nerf 8. Nous sommes alors amené à penser que les muscles rétracteurs latéral et médial sont à rapporter au subcoxa plutôt qu'au coxa 1.

De tous les muscles maxillaires, un seul reçoit deux innervations : le flexeur de la galea, mais, ce fait étant basé sur nombre d'observations indiscutables, nous pouvons affirmer qu'il existe dans

laire vont nous permettre de tracer les limites entre les territoires sub-coxal et coxaux avec une grande précision. Nous pouvons maintenant utiliser, pour la délimitation de ces territoires, non seulement les insertions musculaires, mais encore les innervations tégumentaires. C'est ce que nous avons fait sur notre schéma figure 45, qui représente un développement plan de la maxille (nous avons supposé la maxille vue par sa face latérale, ses faces antérieure et postérieure étant rabattues dans le même plan). Ce schéma nous montre que le subcoxa, les coxas 1 et 2 ainsi que le télopodite ont conservé leurs rapports primitifs et que l'articulation stipito-cardinale n'a rien à voir avec une limite entre articles morphologiques. Le cardo est une pièce individualisée à partir de deux articles subcoxal et coxal 1; cette individualisation est en rapport avec la mécanique très spéciale de la mâchoire des Insectes. Ces résultats montrent bien que le postmentum labial n'a rien à voir avec les cardos maxillaires.

F. — Le corps jugal.

Nous avons déjà décrit et interprété cette glande neurendocrine (CHAUDONNERET, 1946, 1949). Nous renvoyons le lecteur à ces travaux. Rappelons simplement que le corps jugal est un corps allaté, qui a conservé une situation et un aspect embryonnaires. Il résulte de la fusion et de la modification fonctionnelle de deux ganglions nerveux sympathiques, l'un mandibulaire, l'autre maxillaire, appartenant à une chaîne sympathique latérale. Nous reviendrons d'ailleurs sur ce sujet dans notre chapitre XVIII.

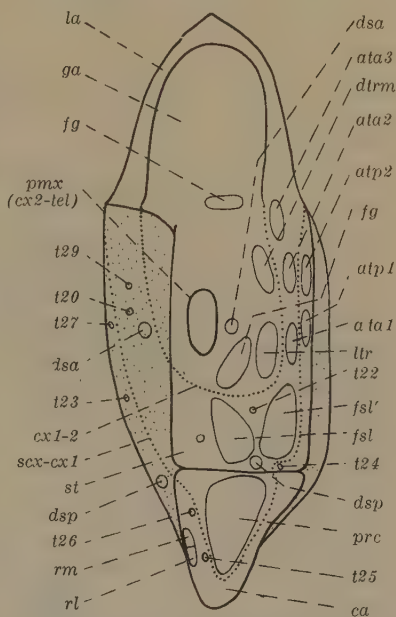


Fig. 45. — Carte morphologique schématique de la maxille. La maxille est supposée développée sur le plan tangent à sa face latéro-externe. Les lignes pointillées indiquent les limites intercoxaux. L'innervation tégumentaire non notée à la base du stipes est t28.

CHAPITRE X

LA MANDIBULE

A. — Le squelette (fig. 1, 4, 46).

La mandibule, du type broyeur, est très allongée, suivant un axe oblique, entre l'œil et le labre qui en cache l'apex. Sa face latérale est garnie de soies très nombreuses que l'on peut grouper en deux catégories : de petites soies simples, localisées, pour la plupart, aux deux extrémités (antérieure et pos-

térieure, celle-ci surtout) de la zone sétigère ; des soies beaucoup plus fortes et plus longues, légèrement barbelées, dont l'apex est quadrifide, quelquefois seulement bifide.

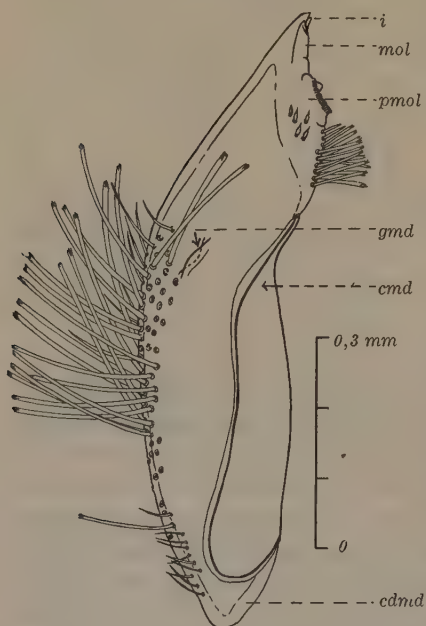


Fig. 46. — La mandibule, face dorsale.
L'échelle vaut 0,3 mm.

L'articulation de la mandibule au crâne est dicondylienne, tout comme chez les Ptérygotes de type broyeur. L'angle postérieur de la mandibule présente des parois très épaisses et s'effile en un condyle (*cmd*) correspondant à une glène craniale très développée (*gm*, fig. 2, 4, 5 et 7), située juste en dessous de l'œil. L'articulation antérieure comprend une glène (*gmd*) portée par la mandibule au niveau du premier tiers antérieur de sa face latéro-dorsale ; à cette glène antérieure correspond un condyle (*cdm*, fig. 1 à 5, 7 et 8) porté par l'angle latéro-dorsal du clypéus, au niveau de l'invagination antérieure du tentorium. L'articulation antérieure est une formation secondaire :

la glène de la mandibule s'articule à un condyle qui n'appartient pas au même métamère que l'appendice (il est superlingual, comme nous le verrons). L'articulation postérieure, dont le condyle et la glène appartiennent tous deux au métamère mandibulaire, est plus primitive. C'est elle seulement que nous retrouvons chez les Archæognathes, chez les Collembolés, bien que, dans ce cas, elle se soit déplacée à l'intérieur de la

tête, du fait de l'entotrophie, mais sa trace externe est marquée, latéralement et en dessous de l'œil, par l'insertion cranienne du ligament mandi-

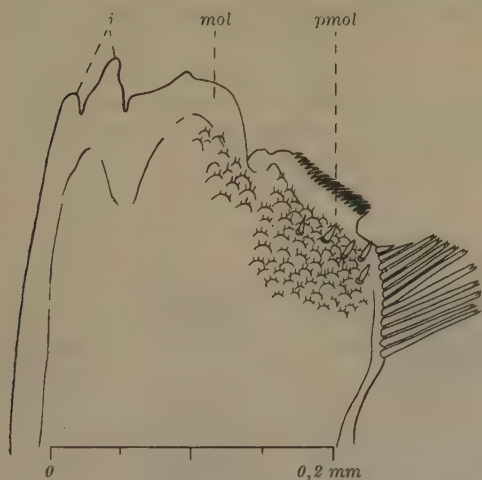


Fig. 47. — L'apex de la mandibule, face externe. L'échelle vaut 0,2 mm.

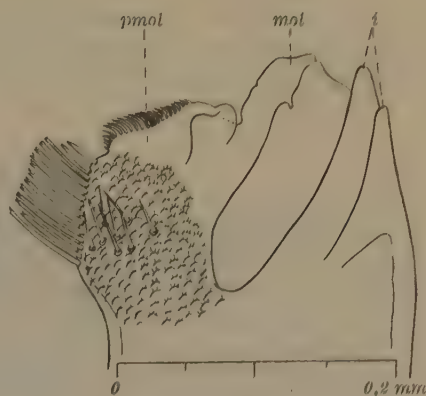


Fig. 48. — L'apex de la mandibule, face interne. L'échelle vaut 0,2 mm.

bulaire (DENIS, 1928). Remarquons que l'absence d'une articulation mandibulaire antérieure peut aussi bien être secondaire (par perte) que primitive.

L'apex de la mandibule (fig. 46 à 48) a une configuration complexe. Sa région ventrale présente des dents très fortement chitinisées à crête saillante sur la face interne. Les deux plus ventrales sont pointues (partie incisive : *i*), la suivante plus allongée dans le plan vertical (partie molaire : *mol*). La région apicale dorsale (région postmolaire : *pmol*) présente une crête chitineuse médiale à sa partie inférieure, tandis que sa partie supérieure est garnie de 20 à 25 petites expansions chitineuses lamellaires en forme d'épines plates recourbées vers l'extérieur, de plus en plus grandes à mesure qu'elles sont plus dorsales (sauf les dernières); derrière elles, la marge dorsale de l'apex mandibulaire est garnie de quinze fortes soies raides à apex bifide (sauf pour les deux plus antérieures, qui sont simples et plus courtes). Entre ces soies post-molaires dorsales et la dent molaire, la chitine mandibulaire a une structure écailleuse et spinuleuse sur les deux faces externe et interne. Celle-ci présente, en outre, huit soies courtes et pointues, tandis que celle-là montre cinq soies plus courtes encore et en forme de lancettes.

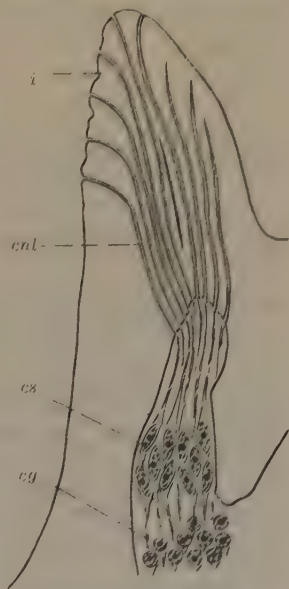


Fig. 49. — Coupe longitudinale d'une dent mandibulaire de la partie incisive.

La chitine épaisse des dents mandibulaires est parcourue par de très fins et très nombreux canalicules, de 0,5 micron de diamètre, contenant les prolongements de cellules sensorielles, en relation avec des cellules ganglionnaires (fig. 49).

La cavité mandibulaire communique largement avec la cavité céphalique par un orifice occupant presque toute la face interne de la mandibule. La paroi inférieure de la mandibule se réfléchit extérieurement, renforçant ainsi la limite ventrale de l'orifice mandibulaire (fig. 50).

B. — Musculature.

La musculature mandibulaire (fig. 50) comprend des muscles craniens, des muscles tentoriaux et un muscle hypopharyngien. Ces divers muscles s'insèrent soit sur le pourtour de l'orifice mandibulaire, soit à l'intérieur de la cavité mandibulaire.

L'action mécanique de certains muscles est parfois très difficile à établir. Dans tous les cas litigieux, nous avons eu recours à un modèle en plâtre à l'échelle, sur lequel nous avons matérialisé l'axe d'articulation par un fil de fer rigide traversant la mandibule en passant par le condyle postérieur et la glène antérieure. Nous avons pu ainsi aisément nous rendre compte de l'effet ab- ou adducteur d'un muscle quelconque en exerçant, en son point d'insertion distale, des efforts mécaniques dirigés suivant l'axe du muscle envisagé.

a. MUSCLES CRANIO-MANDIBULAIRES. MUSCLE ADDUCTEUR CRANIEU MÉDIAL (adcm). — C'est le plus volumineux de toute la musculature mandibulaire. Il est constitué par un puissant faisceau conique, dont la base occupe une bonne partie de la région occipitale (Voir fig. 7). Dans la région du sommet de ce cône, les fibres s'insèrent sur un long tendon issu de la région moyenne du bord ventral de l'orifice mandibulaire. Les deux adducteurs craniens médiaux symétriques sont légèrement chiasmatiques (fig. 7).

Muscle adducteur cranien latéral (adcl). — Il est composé de deux faisceaux coniques d'importances très différentes. Le plus gros s'insère en avant de l'œil, au-dessus de la région postérieure de la base antennaire ; l'autre entre l'œil et l'antenne, latéralement par rapport au précédent. Les deux pointes de ces faisceaux musculaires s'unissent puis se prolongent par un tendon commun jusque sur le bord latéro-dorsal de l'orifice mandibulaire.

Muscle abducteur cranien antérieur (abca). — C'est encore un puissant faisceau conique dont la base s'étale sur le crâne, médialement à la face postérieure de l'œil, en avant du phragme postoccipital, latéralement au muscle adducteur cranien médial ; l'apex de ce muscle s'insère, par l'intermédiaire d'un tendon, sur le bord latéro-postérieur de l'orifice mandibulaire, à peu près à mi-chemin entre le muscle *adcl* et le condyle mandibulaire.

Muscle abducteur cranien postérieur latéral (abcpl). — Ce petit muscle aplati relie la portion apicale latérale du phragme postoccipital au tendon du muscle *abca*.

Muscle abducteur cranien postérieur moyen (abcpm). — Médial au précédent, un peu plus gros, mais de même aspect, il relie l'apex du phragme postoccipital au tendon du muscle *abca*.

Muscle abducteur cranien moyen (abcm). — C'est un petit muscle cylindrique qui prend appui derrière le muscle *abca* sur la face antérieure du phragme postoccipital

pour s'insérer distalement, avec les muscles précédents, sur le tendon du muscle *abca*.

Muscle abducteur cranien médial (*abcmd*). — Ce muscle, parmi les plus longs de la mandibule, s'insère proximalemeut sur la face antérieure du phragme postoccipital, entre l'apex de cet endophragme et le muscle *adcm*. Son insertion distale se fait au pied du tendon du muscle *adcm*, sur le rebord mandibulaire extroversé.

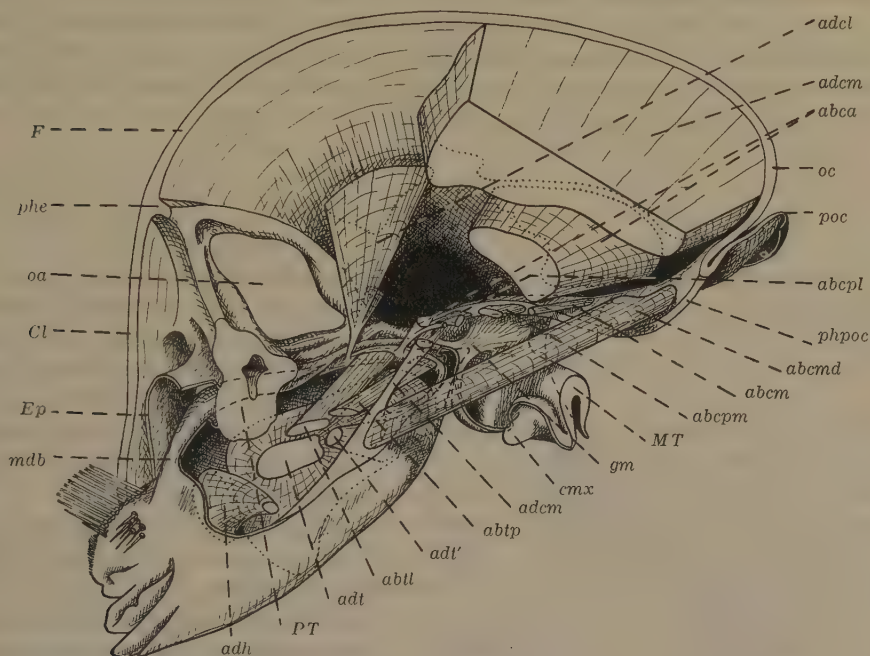


Fig. 50. — La musculature mandibulaire en vue médiale. Le crâne est supposé coupé parasagitalement, la moitié gauche étant enlevée. Les portions moyennes des muscles *adcm*, *abca*, *abcm*, *abcpm* sont supposées enlevées.

b. MUSCLES TENTORIÓ-MANDIBULAIRES. — Tous prennent appui sur les cornes antérieures du tentorium antérieur (fig. 11, 12 et 13).

Muscle abducteur tentorial latéral (*abtl*). — Origine sur la portion latérale du tentorium ; insertion distale sur le bord latéro-postérieur de l'orifice mandibulaire, entre celles des muscles *adcl* et *abca*.

Muscle abducteur tentorial postérieur (*abtp*). — Origine sur le tentorium, au même niveau que le précédent ; insertion distale sur le rebord latéro-postérieur de l'orifice mandibulaire, tout près du condyle mandibulaire postérieur.

Muscle adducteur tentorial principal (*adt*). — C'est un puissant muscle conique dont la base occupe presque toute la face interne de la mandibule, remplissant une grande partie de la cavité mandibulaire ; origine sur le tentorium, au niveau des précédents, mais sur la face inférieure.

Muscle adducteur tentorial accessoire (*adt'*). — Comme le précédent, il s'insère sur le fond de la cavité mandibulaire, mais postéro-ventralement. Son insertion tentoriale se fait immédiatement en arrière de celle du muscle *adt*.

c. MUSCLE HYPOPHARYNGIEN DE LA MANDIBULE. MUSCLE ADDUCTEUR HYPOPHARYNGIEN (*adh*). — Il s'insère distalement sur le fond de la cavité mandibulaire, en avant de l'adducteur tentorial principal. Son origine est sur la face latérale de l'hypopharynx, ou, plus exactement, sur un petit sclérite isolé dans la membrane articulaire reliant

la mandibule à la lingua (*piadh*, fig. 54 et 55). Nous reparlerons de ce sclérite au chapitre suivant.

En résumé, on a quatre groupes de muscles craniens : deux adducteurs (*adcm* et *adcl*), deux abducteurs (*abcmd* et *abca* + *abcp1* + *abcpm* + *abcm*) s'insérant tous sur le pourtour de la mandibule ; quatre muscles tentoriaux : deux adducteurs (*adt* et *adt'*), deux abducteurs (*abil* et *abtp*) et enfin un muscle adducteur hypopharyngien (*adh*). Ce sont naturellement les adducteurs qui totalisent la plus grande puissance musculaire.

C. — Innervation.

Comme pour les autres pièces buccales, le plan d'innervation mandibulaire présente des variations d'un individu à l'autre et même d'une

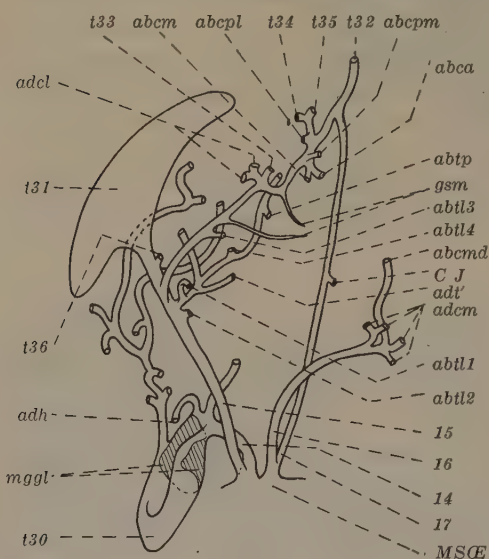


Fig. 51. — Plan d'innervation de la mandibule en vue dorsale. La région postérieure de la mandibule est en haut et à droite de la figure. Les innervations non notées sont celles du muscle *adt*.

mandibule à l'autre pour un individu donné. Ces variations sont moins considérables que pour le labium. Nous les signalerons après avoir décrit le type le plus fréquent.

Toute la mandibule est innervée par quatre nerfs (notés 14 à 17 sur la fig. 51) issus côte à côte et deux à deux de la masse sous-œsophagienne, au niveau des ganglions mandibulaires, en avant des nerfs maxillaires. Leur point de départ est sous le tentorium.

Le nerf 14 passe sous le muscle *adt* et donne une masse ganglionnaire qui tient sous sa dépendance toute la sensibilité de l'apex de la mandibule (*t30*). Ce nerf, avant de donner la masse ganglionnaire (*mggl*), donne une branche pénétrant

dans le muscle *adt*, dont elle innerve quelques fibres ; une autre branche contourne le muscle *adh* avant de l'innervier. Après avoir donné la masse ganglionnaire, le nerf 14 pénètre vers l'arrière dans le muscle *adt*, où il se ramifie abondamment pour en innervier la plus grande partie.

Le nerf n° 15, qui émerge de la masse sous-œsophagienne en même temps que le précédent, passe entre les muscles *adt* et *abil*, se dirige vers les soies de la face mandibulaire externe, qu'il innerve largement (*t31*). Sur son parcours, il innerve les fibres ventrales du muscle *abil* (en *abil2*), puis donne

une branche se dirigeant vers l'angle postérieur de la mandibule, en restant toujours entre les muscles *adt* et *abtl*. Cette branche donne plusieurs rameaux, qui innervent successivement : les fibres dorsales de *abtl* (en *abtl1*), les muscles *adt'* et *adt*, puis, à nouveau, les fibres ventrales de *abtl* (en *abtl4*), puis le muscle *abtp* et, enfin, les fibres les plus postérieures de *adt*.

Le nerf n° 16 sort de la masse sous-césophagienne en arrière des précédents, longe les muscles tentorio-maxillaires, passe entre la face inférieure de la mandibule et le tentorium, puis, s'incurvant vers l'arrière, passe sous les muscles antennaires, entre le muscle *adt* et le tentorium, puis pénètre en se ramifiant dans le muscle *adcm*, au niveau de l'épanouissement des fibres musculaires à partir du tendon et innerve les diverses fibres de *adcm*. Le nerf n° 16 envoie alors un rameau pour le muscle *abcmd*.

Le nerf n° 17 part avec le précédent et se dirige droit vers l'angle postérieur de la mandibule, longeant latéro-dorsalement le flexeur cranien de la lacinia, participe à l'innervation du corps jugal, puis remonte en suivant la marge latérale de la glande mandibulaire, passe ensuite sous les muscles *abcpl*, *abca*, pour se terminer dans l'hypoderme cranien de la glène recevant le condyle mandibulaire (*t32*).

Les nerfs 15 et 17 ont leur portion distale réunie par une anastomose qui part du nerf 15 et se dirige vers l'angle postérieur de la mandibule en passant entre *abtl* et la glande mandibulaire, puis latéralement à celle-ci, puis sous les muscles *abcpl* et *abca*. Cette anastomose donne divers rameaux qui innervent successivement : les fibres dorsales (deuxième innervation) de *abtl* (en *abtl3*), la glande mandibulaire (par un rameau qui y pénètre profondément en *gsm*) ; les deux faisceaux du muscle *adcl*, les téguments de la membrane articulaire mandibulaire et la base antennaire (*t33*). Cette même anastomose innerve ensuite la glande mandibulaire (deuxième innervation, de même aspect que la première), puis les muscles *abcm*, *abca*, *abcpm*, *abcpl* et donne enfin, avant de rejoindre le nerf n° 17, un rameau tégumentaire pour le phragme post-occipital, en arrière de l'œil (*t34*) et pour les soies supra-oculaires (*t35*).

Les principales variations que nous avons observées concernant ce plan d'innervation mandibulaire sont les suivantes :

— Les nerfs 14 et 15 peuvent être plus ou moins fusionnés. Dans le cas où cette fusion se traduit par une anastomose entre la masse ganglionnaire apicale et l'épanouissement nerveux desservant les soies de la face externe de la mandibule, une bonne partie des nerfs destinés au muscle *adt* partent directement de cet épanouissement.

— Le rameau issu du nerf 15 et innervant notamment les muscles *abtp*, *adt'* et les fibres ventrales du muscle *abtl* peut être plus ou moins fusionné avec l'anastomose reliant les nerfs 15 et 17.

D. — Les glandes mandibulaires.

(Glandes céphaliques antérieures de BRUNTZ.)

Ce sont des glandes salivaires du type acineux compact présentant les mêmes caractères histologiques que les glandes salivaires postérieures

décrites à propos du labium. Elles s'étendent latéro-dorsalement au tube digestif dans la tête et le prothorax, où elles viennent en contact des lobes latéro-dorsaux des glandes salivaires postérieures. Elles présentent chacune (fig. 52) un lobe postcérébral (*spc*) compris entre le tube digestif et les muscles antennaires les plus postérieurs, le muscle *adcm* et la face postérieure du cerveau, séparé d'un lobe latéral (*sl*), compris entre les muscles antennaires, les muscles mandibulaires *abcmd*, *adcm*, *abca*, *adcl* et la face

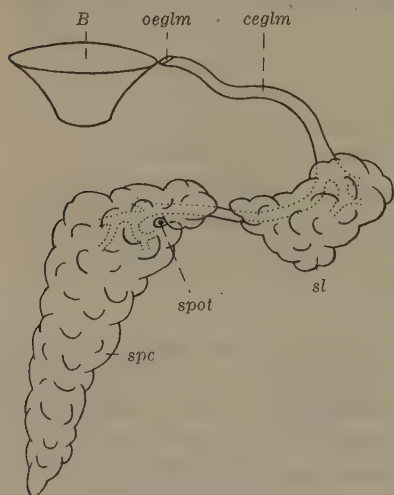


Fig. 52. — La glande mandibulaire droite, en vue dorsale.

ventrale des lobes et du nerf optiques. Dans une échancrure de la région antéro-latérale du lobe postcérébral, passe le tendon noté *spot* (suspenseur pariétal du tentorium antérieur).

Le canal excréteur du lobe postérieur de la glande mandibulaire passe au-dessus de la région postérieure des muscles antennaires, entre *adcm* et le cerveau, pour pénétrer dans le lobe latéral; avant d'en sortir, il reçoit les canaux de ce lobe latéral; puis il se recourbe médialement, passe sur le muscle *abtl*, puis sur les bras antérieurs du tentorium pour déboucher dans l'atrium buccal, dans la membrane reliant le bord antéro-dorsal de la mandibule à l'épipharynx et aux extrémités latérales de la bouche (Cf. aussi fig. 8).

Remarquons que c'est justement à ce niveau que devraient s'insérer les homologues des muscles mandibulaires suspenseurs de l'atrium décrits par DENIS chez *Anurida*, si ces muscles existaient chez *Thermobia*, mais de tels muscles sont probablement liés à l'entotrophie.

La nature mandibulaire de cette glande salivaire nous est largement démontrée par sa position et son innervation.

E. — Interprétation.

Les données squeletto-musculaires ne nous permettent pas de retrouver les régions subcoxales et coxales de la mandibule. Tout ce que l'on peut affirmer, c'est que les muscles craniens sont des tergo-mandibulaires et les muscles tentoriaux des sterno-mandibulaires, ce qui est évident. Le muscle *adh* peut être soit un sterno-appendiculaire (l'hypopharynx ayant valeur de région sternale gnathale), soit un subcoxo-coxal, car son insertion n'est pas sur l'hypopharynx lui-même, mais sur un sclérite porté par la membrane articulaire de la mandibule sur l'hypopharynx. Pour nous, ce muscle est sternal, car son homologue chez *Periplaneta americana* s'insère sur un apodème porté par le bras loral du suspensorium hypophary-

ryngien. Le sclérite d'insertion du muscle *adh* (*piadh*) est donc secondairement isolé du suspensorium chez *Thermobia*. De plus, notre muscle *adh* est certainement homologue des muscles sterno-linguo-mandibulaires IV et V décrits par DENIS chez les Collemboles.

Si, chez les Insectes, les mandibules sont de fortes pièces indivises, elles sont découpées en cardo, stipes et lacinia chez les Myriapodes ; chez les Crustacés, la mandibule, massive, présente souvent un palpe. Puisque la mandibule crustacéenne présente un télopodite, elle possède également un second coxa qui est l'article précédent ; il en est probablement de même pour la mandibule des autres Mandibulates ; comme, d'autre part, la mandibule des Myriapodes (Diplopodes notamment) présente une structure squeletto-musculaire rappelant de très près, le palpe en moins, la maxille des Insectes broyeurs, il est très vraisemblable qu'elle soit composée d'un subcoxa (en partie dans la membrane articulaire), d'un premier et d'un second coxa. PRELL (1913), SNODGRASS (1935), ARGILAS (1941), etc..., pensent que la mandibule des Insectes ne doit pas être bâtie sur un plan très différent. La question de la mandibule arthropodienne est pourtant très complexe. Aucun des muscles de la mandibule myriapodienne ne semble devoir être indiscutablement rapporté à un second coxa. La pièce masticatrice de la mandibule des Copépodes semble bien être un subcoxa, puisqu'on trouve distalement à elle deux articles proto-podiaux dont le dernier porte un endo- et un exopodite. Les données embryologiques n'apportent aucune certitude et les données myologiques semblent difficilement utilisables. Aussi les auteurs ont-ils soutenu diverses interprétations. Par exemple, VANDEL voit dans la mandibule insectienne un subcoxa, BOERNER un seul coxa, SNODGRASS deux.

Voyons si le système nerveux peut nous apprendre quelque chose de plus. Le plan d'innervation que nous avons établi nous montre, une fois de plus, qu'un domaine métamérique donné est innervé totalement et exclusivement par des nerfs issus du seul neuromère correspondant.

Le muscle *adt* possède de nombreuses plaques motrices ; on n'en sera pas étonné si l'on se souvient que ce muscle est énorme.

Le muscle *abtl* semble avoir quatre innervations distinctes. En réalité, il n'y en a que deux, les fibres dorsales et les fibres ventrales qui le constituent étant innervées séparément. Ce n'est cependant pas une raison suffisante pour dédoubler ce muscle.

Le puissant muscle *adt* reçoit plusieurs innervations, mais on peut les grouper en deux catégories : celles qui sont fournies par le nerf 14, d'une part, et celles qui sont fournies par le rameau du nerf 15, d'autre part. N'y a-t-il pas là une sorte de double innervation complexe analogue à celle de *abtl* ?

L'existence d'une double innervation pour *abtl* et pour *adt* nous permet alors de réénoncer un principe que nous avons établi avec le labium, retrouvé avec la maxille : tout muscle appendiculaire gnathal possède une double innervation, centrale d'une part, sympathique d'autre part, dont les fibres sont souvent confondues en un même nerf.

Notons enfin que nous avons trouvé une innervation mandibulaire pour la glène portée par le crâne (articulation postérieure de la mandibule) et non pour le condyle du crâne (articulation antérieure de la mandibule), que nous montrerons par ailleurs appartenir au domaine superlingual. Par conséquent, nous pouvons confirmer l'idée que l'articulation antérieure de la mandibule est une acquisition secondaire des Zygentomes et des Ptérygotes.

Nous avons trouvé que, dans le système nerveux maxillaire, il y avait des fibres spéciales pour chaque article protopodial, un nerf télopodial et un nerf sympathique. N'y aurait-il pas quelque chose d'analogue pour la mandibule ? Quatre nerfs partent de la masse sous-œsophagienne pour innerver la mandibule. N'y faudrait-il pas voir un nerf pour chaque article protopodial et un nerf sympathique ? La configuration du système nerveux mandibulaire nous conduit à penser que, dans ce cas, 14 serait

secondicoxal, 15 primicoxal, 16 subcoxal et 17 sympathique. Examinons les conséquences d'une telle hypothèse.

L'apex de la mandibule (t30) appartient au second coxa ; les muscles *adh* et *adt* seraient des sterno-coxaux 2 ; les muscles *adcl*, *abca* (+ *abcm* + *abcpm* + *abcpl*) seraient des tergo-coxaux 1 et les muscles *abtl*, *abtp* et *adt*, des sterno-coxaux 1. Or l'insertion de ces divers muscles primi-coxaux se fait sur le pourtour de la mandibule. De plus, la glande mandibulaire serait, comme on est en droit de le supposer, *a priori*, une glande coxale (*cx1*) au même titre que la glande labiale. Les muscles *adcm* et *abcmd* seraient des tergo-subcoxaux.

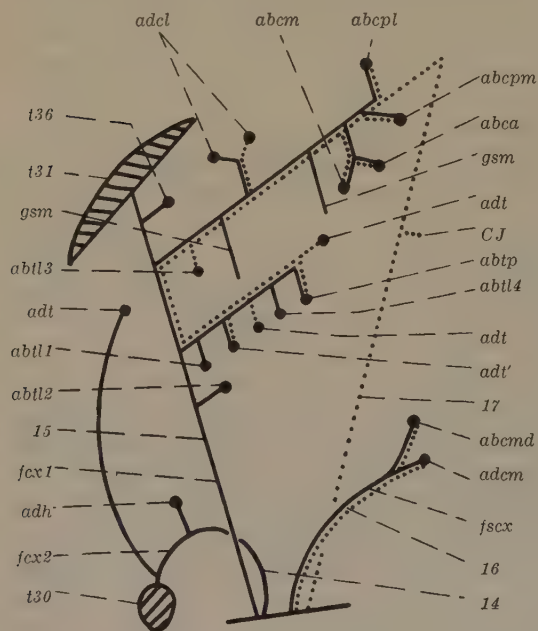


Fig. 53. — Le système nerveux mandibulaire. Schéma d'interprétation. En pointillé : le nerf sympathique mandibulaire. Toutes les innervations tégumentaires ne sont pas figurées (Voir le texte).

Or ces muscles s'insèrent l'un avec l'autre marginalement sur le pourtour de la mandibule. Enfin le nerf 17, supposé sympathique, peut, grâce à l'anastomose qu'il donne avec le nerf 15, être responsable du second groupe d'innervations des muscles *abtl* et *adt* et participer à l'innervation de tous les autres muscles, à l'exception de *adcm* et *abcmd*. Mais ceux-ci peuvent très bien recevoir des fibres sympathiques par l'intermédiaire du nerf 16, qui sort de la masse sous-œsophagienne en même temps que

17. Cette interprétation est représentée figure 53. Les trois articles propodiaux ainsi déterminés ont une position tout à fait comparable à celle que nous avons trouvée pour ceux de la maxille. Ainsi, les premières conséquences de l'hypothèse dont nous sommes parti sont loin d'être absurdes.

Dans cette hypothèse, l'interprétation des innervations tégumentaires est toutefois plus délicate. *t30* (l'apex de la mandibule) serait secondicoxale ; *t31*, dorsale par rapport à *adt* et *t36*, de la membrane articulaire dorsale de la mandibule, seraient primicoxales. Jusqu'à présent, aucune difficulté. *t33*, arrivant dans l'angle formé par le bord inféro-postérieur de la suture antennaire et la suture pleurostomale (fig. 7) ; *t34*, aboutissant au phragme post-occipital ; *t35*, aboutissant médio-postérieurement à l'œil, et *t32*, innervant la glène postérieure de la mandibule, correspondraient tous à des territoires dépendant du premier coxa, ce qui n'est guère admissible. Parmi ces régions tégumentaires, il en est certainement de tergaes (*t34* et *t35*) ; *t32* et *t33* sont plus probablement subcoxales. Ainsi des fibres destinées aux régions tergaes du métamère mandibulaire et des fibres destinées aux régions subcoxales emprunteraient le trajet du nerf 17. Nous n'avons pas figuré ces fibres sur notre schéma, car elles sont extrêmement douteuses.

Par conséquent, l'hypothèse dont nous sommes partis n'est certainement pas entièrement satisfaisante, mais les résultats qu'elle nous a fournis en ce qui concerne la musculature sont intéressants. Peut-être n'y a-t-il là qu'une simple coïncidence ; c'est pourquoi nous ne voulons pas ériger en théorie cette hypothèse peut-être trop hardie ; nous ne la transcrivons ici qu'à titre d'hypothèse de travail. L'anatomie comparée jugera. Malheureusement, elle ne peut le faire à l'heure actuelle, faute de données.

Il n'en reste pas moins que l'existence d'un sympathique mandibulaire n'est pas douteuse.

Pour le moment (et à titre provisoire), nous donnerons les indications suivantes pour les limites intercoxales de la mandibule :

a. La limite coxale 1-coxale 2 part du bord antérieur de la cavité mandibulaire, atteint le bord dorsal du muscle *adh*, suit la marge du muscle *adt* pour revenir à son point de départ ; les insertions appendiculaires des muscles *adt* et *adh*, tout l'apex de la mandibule sont des territoires du deuxième coxa.

b. La limite coxale 1-subcoxale part de l'orifice de la glande mandibulaire (au voisinage de la bouche) et suit dorsalement l'insertion craniale de la membrane articulaire ; ventralement, elle suit la marge de la mandibule, évitant le rebord qu'elle forme (visible sur notre figure 50), qui est subcoxal.

c. La limite proximale du subcoxa suit, ventralement, la membrane articulaire de la mandibule, passe ensuite sur le crâne, dans la région hypostomale antérieure, déborde la suture pleurostomale jusqu'à la suture antennaire, qu'elle suit ventralement jusqu'à passer entre la bouche

et l'orifice excréteur de la glande mandibulaire, puis revient à son point de départ.

Ainsi, le subcoxa serait en grande partie (non en totalité) incorporé au crâne. Le bord dorsal de la mandibule correspondrait à une limite morphologique, non le bord inférieur, qui serait alors comparable à l'articulation stipito-cardinale de la maxille. Le condyle postérieur correspondrait à une articulation subcoxo-coxale ; l'articulation antérieure, portée également par le coxa 1, est, comme nous l'avons déjà dit, tout à fait secondaire, puisque le condyle correspondant est porté par une région que nous attribuerons au domaine superlingual.

De toute façon, la théorie, non fondée d'ailleurs, soutenue par PACKARD, PRELL, etc., touchant l'homologie possible des dents mandibulaires avec les lobes maxillaires, tombe ; les dents incisives et molaires peuvent bien représenter des endites, mais seulement des endites du coxa 2.

Il est possible, ainsi que BERLESE l'a pensé le premier, que le sclérite basimandibulaire libre de certains Ptérygotes inférieurs (Dermaptères, Dictyoptères, Odonates...), soit un vestige subcoxal. Mais il ne représente pas, à lui seul, tout le subcoxa. Rappelons que CRAMPTON y voit une sclérification secondaire de la membrane articulaire. Mais que représente cette membrane articulaire ?

Nous le répétons encore une fois, nous ne proposons ces interprétations qu'à titre provisoire et comme hypothèse de travail, les données de l'anatomie comparée étant trop insuffisantes sur ce point. Lorsqu'on connaîtra de façon suffisamment précise l'anatomie complète de la mandibule d'un nombre suffisant d'Arthropodes, on aura probablement en main des données très précieuses pour la phylogénie des Mandibulates.

CHAPITRE XI

L'HYPOPHARYNX

A. — Situation et squelette.

L'hypopharynx (fig. 54 à 60), situé entre la bouche et les pièces buccales, est constitué seulement par une *lingua*, autrement dit il n'y a pas de *superlinguæ*. Aussi, au cours de ce travail, parlerons-nous indifféremment de *lingua* ou d'hypopharynx. Il s'agit, comme d'habitude, d'une saillie de la paroi postérieure de la cavité prébuccale comprise entre la bouche et l'orifice salivaire. Cette cavité se trouve, de ce fait, découpée en une région antérieure, au fond de laquelle s'ouvre la bouche : le *cibarium*, et en une région postérieure, au fond de laquelle s'ouvrent les glandes salivaires labiales : le *salivarium*, fort exigü ici. La tête de *Thermobia* étant environ deux fois plus large que longue, l'hypopharynx est lui-même très aplati dans le sens antéro-postérieur.

Dans sa région ventro-apicale, la *lingua* présente des dépressions profondes où se logent des saillies correspondantes de la face dorsale membraneuse du prementum.

La chitine hypopharyngienne est très épaisse, quoique molle (elle retient fortement le vert Lumière) et canaliculée. Sa cuticule présente, sur presque toute sa surface, des productions plates, en forme d'écailles spi-

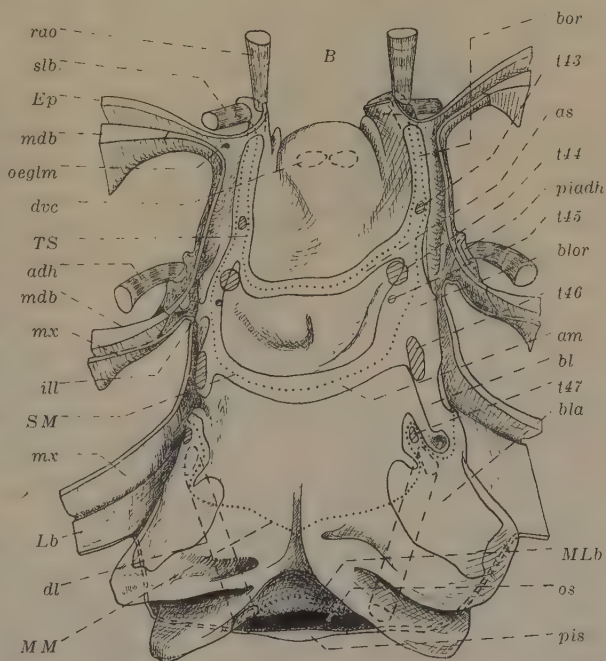


Fig. 54. — La *lingua*, en vue antérieure. Les zones hachurées représentent les innervations tégumentaires.

nuleuses, dont l'apex est dirigé vers la bouche. Leur rôle est évident.

La paroi molle de l'hypopharynx est renforcée par un système complexe

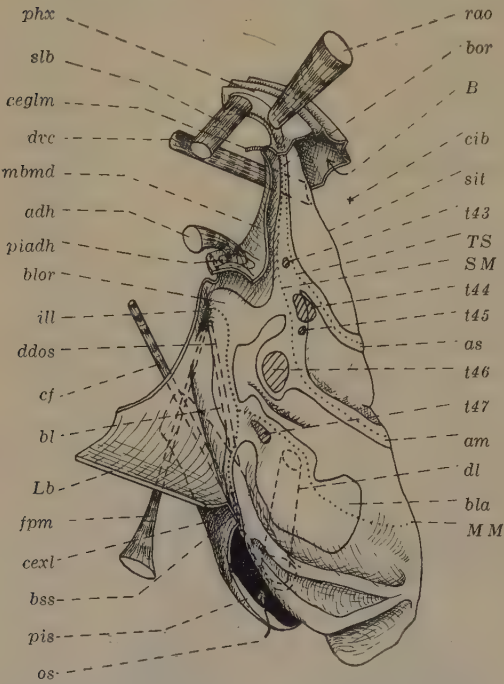


Fig. 55. — La lingua, en vue latérale. Les zones hachurées représentent les innervations tégumentaires.

séparant la lingua de la face antérieure du labium ; plus apicalement, il s'étend sur la face ventrale de l'hypopharynx, puis se recourbe vers son symétrique pour se terminer par un élargissement au-dessus et en avant des angles latéraux de l'orifice salivaire.

Le *bras latéro-apical du suspensorium* (bla), beaucoup plus large que le précédent, s'étend sur les cotés dorsaux de l'apex lingual. Proximalelement, il s'unit au bras supra-salivaire.

Le *bras latéral du suspensorium* (bl) prolonge dorsalement les deux précédents, parallèlement au sillon séparant l'hypopharynx du labium.

Le *bras lorel du suspensorium* (blor) prolonge dorsalement le précédent ; il recouvre la face antérieure d'une invagination plus ou moins profonde

de bandelettes chitineuses, ou fulcres, dont l'ensemble forme le *suspensorium hypopharyngien*. Nous conserverons cette dénomination due à SNODGRASS, bien qu'il ne s'agisse pas, à proprement parler, d'un appareil de suspension, mais bien de renforcement. Nous utiliserons, dans la mesure du possible, la nomenclature de SNODGRASS, mais serons conduit à créer des mots nouveaux qui surchargeront sans doute un vocabulaire déjà bien chargé. Nous nous en excusons, mais les descriptions neuro-musculaires seront plus aisées et gagneront en précision. Les sclérites fulcraux donnent insertion à la musculature hypopharyngienne.

Le *bras supra-salivaire du suspensorium* (bss) est situé en grande partie dans le sillon

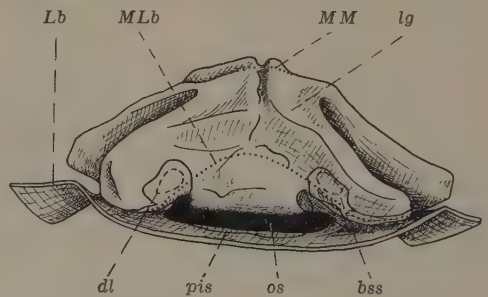


Fig. 56. — La lingua, en vue ventrale.

de la paroi latérale de l'hypopharynx, perpendiculaire au plan sagittal. L'orifice de cette invagination latéro-linguale (*ill*) est situé dans la membrane reliant l'hypopharynx à la mandibule. Le bras oral s'incurve ensuite légèrement antéro-médialement pour rejoindre le bras oral.

Le bras oral du *suspensorium* (*bor*) s'étend tout le long de la région latéro-dorsale de la lingua et remonte, en se recourbant vers l'arrière, jusqu'à l'angle latéral de la bouche.

L'arc moyen du *suspensorium* (*am*) s'étend transversalement dans la région moyenne de la lingua.

Il prend naissance de chaque côté de l'hypopharynx à partir de la portion inférieure des bras oraux. Tous les sclérites suspensoriaux que nous avons décrits jusqu'ici se présentent, en coupe, comme des densifications éosinophiles de la chitine hypopharyngienne intéressant soit seulement la couche superficielle, soit la quasi-totalité de l'épaisseur de la couche chitineuse, comme cela se présente habituellement pour tous les sclérites. L'arc moyen du *suspensorium*, comme l'arc supérieur dont nous allons parler, apparaît au contraire comme une densification éosinophile de la couche profonde de la chitine, pouvant même faire saillie à l'intérieur de la cavité hypopharyngienne.

L'arc supérieur du *suspensorium* (*as*) s'étend transversalement sur la lingua, au-dessus de l'arc moyen ; il prend naissance de

chaque côté de l'hypopharynx à partir de la portion inférieure des bras oraux, juste au-dessus du point de départ de l'arc moyen. La surface de la chitine comprise entre les bras oraux et l'arc supérieur du *suspensorium* est le *sitphore* de SNODGRASS.

Plaque d'insertion du muscle adducteur hypopharyngien de la mandibule (*piadh*). — C'est un petit sclérite situé dans la membrane articulaire reliant la mandibule à l'hypopharynx. Il s'agit d'une portion détachée du bras oral du *suspensorium*, car, chez *Periplaneta* (SNODGRASS), le muscle *adh* (29 de SNODGRASS) s'insère sur le bras oral.

L'aspect des sclérites linguaux peut varier quelque peu suivant les individus et même n'être pas symétriques chez un individu donné. La figure 58 rend compte de ces varia-

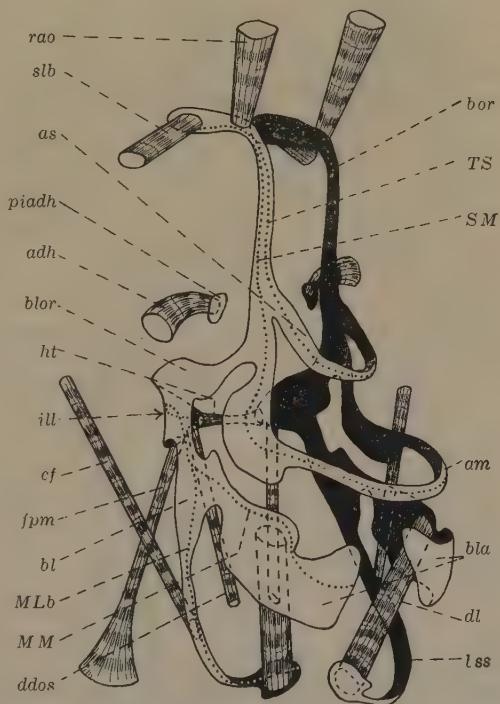


Fig. 57. — Le *suspensorium* hypopharyngien et sa musculature. Seuls les sclérites sont représentés.

tions. Le schéma de gauche correspond à la description ci-dessus. Le schéma du centre diffère de celui que nous avons pris comme type par la soudure de la base du bras

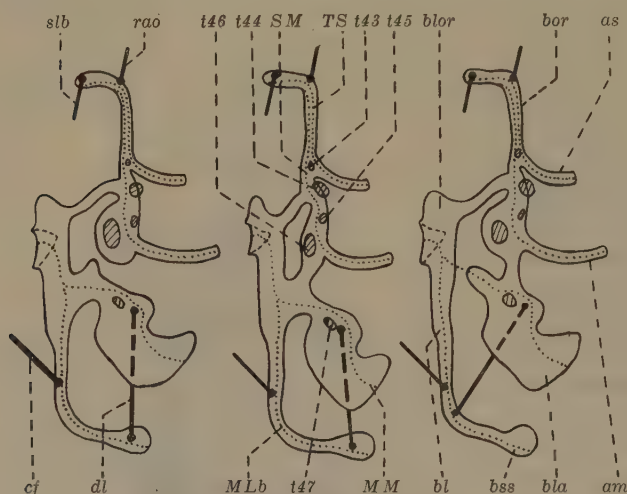


Fig. 58. — Schémas montrant trois variations de l'aspect des sclérites suspensoriaux de l'hypopharynx. Sur chaque schéma, on a figuré seulement la moitié droite du système suspensorial. Les zones hachurées représentent les innervations tégumentaires.

lateralis est formé de deux longs sclérites latéraux (bras oraux, loraux et latéraux) symétriques, reliés entre eux, à quatre niveaux différents, par quatre arcs dont deux sont complets (arcs supérieur et moyen) et deux interrompus médialement (bras latéro-apicaux et supra-salivaires). Notons que, contrairement à ce qui se passe chez les autres Aptérygotes, etc..., le suspensorium de *Thermobia* ne contracte aucun rapport avec le tentorium.

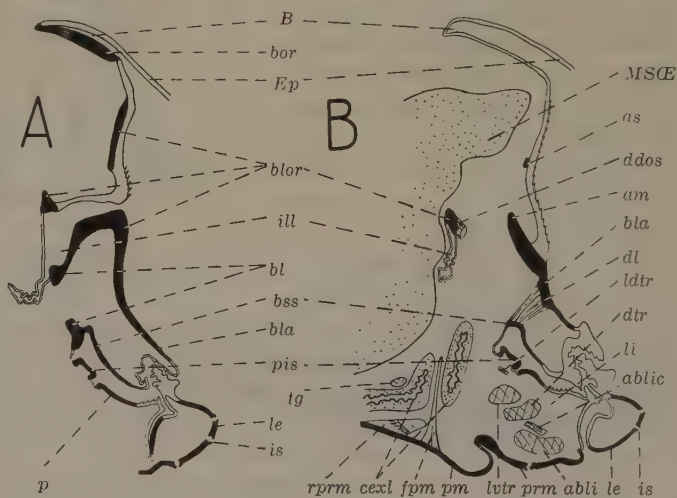


Fig. 59. — Coupes longitudinales verticales semi-schématiques intéressant la lingua et montrant comment se fait l'invagination latéro-linguale (ill). La coupe A est la plus latérale. Les sclérites sont en noir; la chitine molle est en blanc.

latéro-apical avec celle de l'arc moyen. Ces deux schémas représentent les dispositifs observés chez un même individu. La portion gauche a été figurée comme la portion droite pour faciliter la comparaison. Le schéma de droite nous montre que, en plus de la soudure indiquée sur le schéma précédent, la base du bras latéro-apical peut être séparée du bras latéral. Notons toutefois que ce dispositif est réalisé beaucoup moins fréquemment que les deux autres.

Il faut donc retenir essentiellement que le sus-

B. — Musculature.

Nous avons déjà parlé, à propos de la mandibule et du labium, des muscles *adh*, *cf*, *ddos* et *fpm*, dont nous ne ferons que rappeler les insertions.

Le muscle *adducteur hypopharyngien de la mandibule* (*adh*) relie sa plaque d'insertion (portion détachée du bras oral) à la région antérieure du corps de la mandibule.

Le muscle *cranio-fuleral* (*cf*) relie le phragme postoccipital au bras supra-salivaire du suspensorium.

Le muscle *dilatateur dorsal de l'orifice salivaire* (*ddos*) relie le bras oral à la face dorsale de l'orifice salivaire.

Le muscle *fulcro-postmental* (*fpm*) relie le bras oral au post-mentum.

Le muscle *dépresseur de la lingua* (*dl*) relie le bras latéro-apical du suspensorium à l'extrémité distale du bras supra-salivaire. C'est un très petit muscle cylindrique qui semble en voie de régression, sa striation étant peu nette et sa partie moyenne d'aspect tendineux.

Le muscle *hypopharyngien transverse* (*ht*) relie les deux invaginations latéro-linguales, s'insérant de part et d'autre sur les pointes internes des bras loraux. C'est un très petit muscle, très régressé, en grande partie constitué par des fibres tendineuses; les fibres musculaires qui subsistent encore ont perdu leur striation et apparaissent comme de fortes tonofibrilles éosinophiles.

Le muscle *dilatateur ventral du cibarium* (*dvc*), dont nous avons déjà parlé, s'insère distalement sur le cibarium, entre la bouche et l'arc suspensorial supérieur (*as*). Son origine est sur la région antérieure de la face dorsale du tentorium antérieur, avec les muscles dilatateurs ventraux antérieurs du pharynx, dont il faut cependant le différencier à cause de son comportement spécial: non seulement il ne s'insère pas, distalement, sur le pharynx, mais, de plus, il passe entre les commissures tritocérébrale (*c1*) et superlinguale (*c2*), semblant ainsi « perforer » le système nerveux. Nous avons déjà dit qu'il est homologue du muscle superlingual de DENIS.

Le muscle *rétracteur de l'angle oral* (*rao*) prend appui sur le frons, entre le cerveau et la portion latérale de l'organe frontal médian. Son insertion mobile, beaucoup plus réduite, se fait sur l'angulation parabuccale du bras oral du suspensorium.

Le muscle *suspenseur latéral de la bouche* (*slb*) a son insertion distale en arrière de celle du précédent, sur l'extrémité postérieure du bras oral du suspensorium. Son insertion fixe est située sur la face médiale de la racine du bras antérieur du tentorium antérieur.

C. — Innervation.

Comme nous avons déjà pu nous en rendre compte (Cf. chap. V), l'innervation de l'hypopharynx (fig. 54, 55, 61 et 62) est assurée par des nerfs

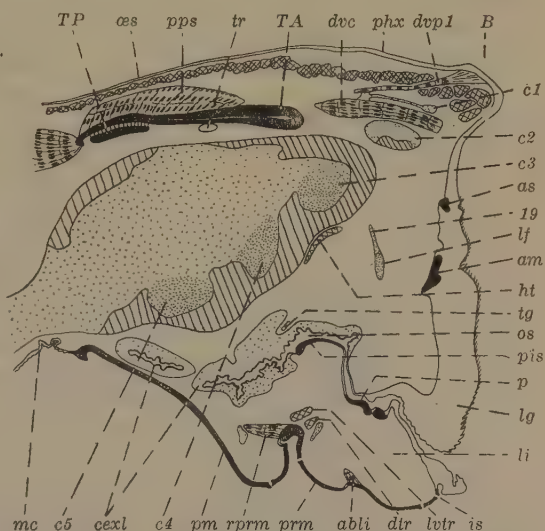


Fig. 60. — Coupe sagittale semi-schématique de la région sous-œsophagienne. En noir : les sclérites ; en blanc : la chitine molle ; en hachures : le revêtement cellulaire de la masse sous-œsophagienne.

issus de diverses régions du système nerveux central, ce qui ne doit pas nous étonner, la morphologie et l'embryologie ayant déjà démontré que l'hypopharynx représentait la région sternale des métamères gnathaux. Reprenons, en la précisant, notre description des nerfs de l'hypopharynx.

Le *nerf maxillaire hypopharyngien 20* est pair. Il passe sur le muscle hypopharyngien transverse; nous n'avons pas pu voir s'il y avait une plaque motrice à cet endroit, mais seul le nerf en question est capable

d'innover ce muscle. Il est d'ailleurs possible que la plaque motrice ait disparu, le muscle hypopharyngien transverse étant très régressé. Le nerf en question se dirige ensuite vers le bas, innerve les téguments de la base du bras latéro-apical du suspensorium, en *t47*, puis le muscle déprimeur de la lingua (*dl*) et enfin l'hypoderme apical, qui est très élevé.

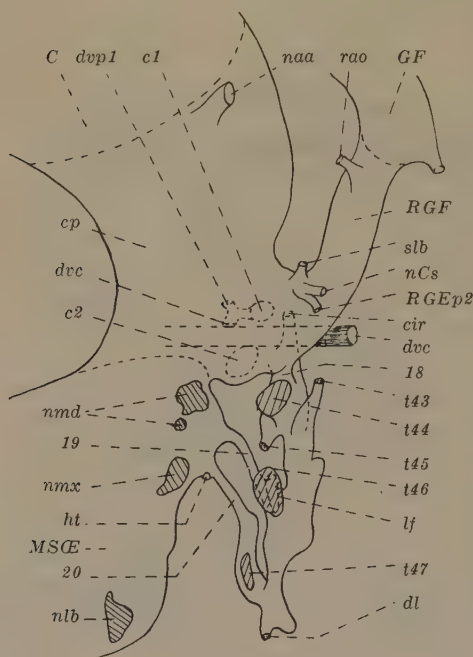
Le *nerf mandibulaire hypopharyngien 19* est impair, mais nous avons vu que cette imparité est secondaire. Il se rend à une formation nerveuse fibreuse transverse (que nous nommerons la lame fibreuse), qui innerve, en *t46*, la région basale latérale de l'arc moyen du suspensorium.

Le *nerf superlingual hypopharyngien 18* est pair, sort de la base du collier péripharyngien, médio-ventralement à la racine ventrale du ganglion frontal, au niveau

Fig. 61. — La région du collier péripharyngien et l'innervation de la lingua. Vue latérale.

de la commissure *c2* (il est constitué par des fibres issues de la masse ganglionnaire superlinguale). Il s'agit d'un nerf mixte : il envoie, médio-dorsalement, des fibres pour les muscles semi-circulaires ventraux les plus antérieurs du pharynx. Sa branche ventrale innerve une plage tégumentaire munie de cellules sensorielles nettement différenciées (*t44*) située au point de jonction de l'arc moyen avec le bras oral du suspensorium; elle innerve en outre, en *t45*, la région basale médiale de l'arc moyen du suspensorium; la branche ventrale du nerf *18* innerve enfin, en *t43*, le point de jonction de l'arc supérieur avec le bras oral du suspensorium.

Les nerfs hypopharyngiens décrits jusqu'ici, qu'on peut appeler nerfs intrinsèques de la lingua, se terminent tous dans l'hypoderme sensoriel, qui est très élevé. Ils semblent donc tous s'anastomoser dans le sens longitudinal et le sens transversal. Les « anastomoses » transversales ne sont pas figurées sur nos schémas. Les techniques utilisées ne nous permettent



pas ici de suivre les trajets des fibres nerveuses dans l'hypoderme. Nous nous représentons ces nerfs comme desservant chacun un territoire hypodermique bien déterminé et les différentes « anastomoses » comme dues au fait que les différents territoires en question sont contigus.

La commissure *c1*, séparée de la commissure *c2* par les deux muscles dilatateurs ventraux du cibarium, envoie vers l'arrière un nerf compris entre ces muscles et le groupe des dilatateurs ventraux antérieurs du pharynx. Ce nerf innerve les différents muscles dont il vient d'être question et les muscles circulaires constricteurs du pharynx situés immédiatement en arrière de ceux qui reçoivent l'influx moteur de la branche dorsale du nerf hypopharyngien 18. Parfois les muscles circulaires que *c1* tient sous sa dépendance sont innervés indépendamment des nerfs dilatateurs ventraux du pharynx par un rameau issu directement de la face antérieure de cette commissure. Mais cette variation est absolument négligeable.

Le muscle suspenseur latéral de la bouche (*slb*) reçoit l'influx moteur d'un court nerf issu généralement en dessous de lui de la face postéro-dorsale des racines ventrales du ganglion frontal. Plus rarement, ce nerf sort de la région moyenne antéro-médiale du collier péripharyngien, mais nous avons vu que ces régions appartiennent en fait au même neuromère : le tritocérébral.

Le muscle rétracteur de l'angle buccal (*rao*) est innervé par un court nerf issu de la racine ventrale du ganglion frontal. Son point de départ est variable, et on peut le trouver sur toute la longueur de cette racine ou même à la base du ganglion frontal. Plus rarement, nous l'avons vu sortir de la face antéro-médiale de la portion moyenne du collier péripharyngien. Mais toutes ces régions du système nerveux céphalique sont tritocérébrales.

Rappelons que les muscles *cf* et *ddos* reçoivent une innervation labiale et que le muscle labial très régressé *fpm* ne nous a jamais montré d'innervation. Mais son appartenance morphologique ne fait aucun doute.

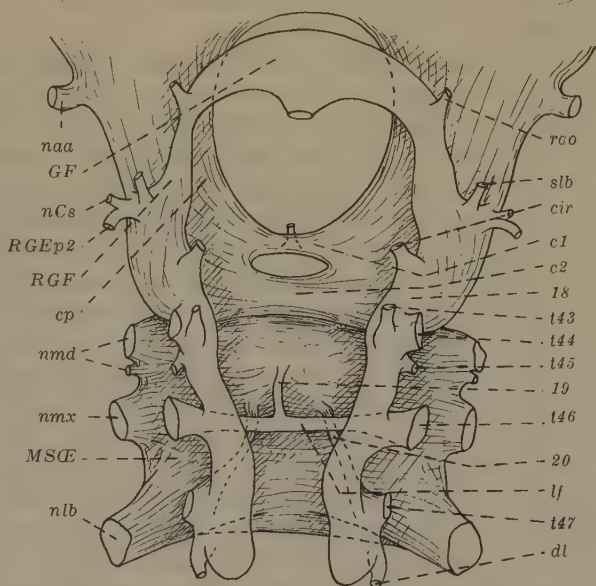


Fig. 62. — La région du collier péripharyngien, la face antérieure de la masse sous-œsophagienne et l'innervation de la lingua, en vue antérieure.

D. — Interprétation (fig. 54 à 57).

Embryologiquement, la lingua apparaît comme une saillie de la région sternale correspondant aux appendices gnathaux. Elle doit donc être constituée, à l'état adulte, par une suite de zones transversales correspondant aux divers métamères qui ont concouru à sa formation. Les arcs supérieur et moyen, les bras latéro-apicaux et supra-salivaires semblent souligner cette structure. Étudions les choses de plus près à l'aide de la musculature et de l'innervation.

Le bras suprasalivaire du suspensorium donne insertion au muscle cranio-fuleral qui est un muscle labial (innervé par le seul neuromère labial). Son insertion sur le sclérite suspensorial appartient donc à ce même métamère. Le bras suprasalivaire du suspensorium reçoit en outre une extrémité du muscle dépresseur de la lingua qui s'insère, d'autre part, sur le bras latéro-apical du suspensorium. Or ce muscle est innervé par le nerf n° 20, dont nous avons reconnu la nature maxillaire. Par conséquent, le bras suprasalivaire du suspensorium, appartenant à la fois au domaine labial et au domaine maxillaire ne peut s'interpréter autrement que comme limite maxillo-labiale. Comme la lingua représente des régions sternales, le muscle dépresseur de la lingua s'interprète naturellement comme un longitudinal ventral maxillaire et le muscle cranio-fuleral comme un tergo-sternal labial.

Nous avons vu que le bras loral du suspensorium tapissait la face antérieure de l'invagination latéro-linguale. C'est au niveau de cette invagination, sur la partie antérieure du bras loral, que s'insèrent les muscles labiaux fulcro-postmental et dilatateur dorsal de l'orifice salivaire. Cette portion du bras loral appartient donc encore au métamère labial. Mais la région de l'invagination latéro-linguale est complexe. Examinons (fig. 59) comment elle est formée : la membrane articulaire de la maxille sur la lingua forme la face postérieure de cette invagination ; les membranes articulaires du labium et de la mandibule sur la lingua débordent en avant le domaine maxillaire et viennent se souder entre elles en se sclérifiant, formant une portion du bras loral du suspensorium. Ainsi les parois de l'invagination latéro-linguale appartiennent à trois métamères différents : la moitié supérieure de la face antérieure est mandibulaire, la moitié inférieure de la même face est labiale ; la face postérieure, qui, elle, reste membraneuse, est maxillaire. Donc le domaine maxillaire (dont nous avons déjà retrouvé les traces sur la région apicale de l'hypopharynx) n'est plus visible extérieurement dans la région située immédiatement en avant de l'invagination latéro-linguale ; il ne réapparaît que plus en avant.

Nous pouvons donc retenir que le bras loral représente, dans sa portion moyenne inférieure, la limite intersegmentaire mandibulo-labiale, le métamère maxillaire étant, à cet endroit, réduit à une ligne virtuelle. Par conséquent, la limite intersegmentaire labio-maxillaire, portée par le bras supra-salivaire du suspensorium, se poursuit sur le bras latéral

(où le domaine maxillaire devient virtuel), puis sur le bras loral. La pointe extrême du bras loral, au fond de l'invagination latéro-linguale, appartient au domaine maxillaire, puisqu'elle donne insertion au muscle hypopharyngien transverse, à moins qu'on ne veuille interpréter ce muscle, dont nous n'avons pas trouvé l'innervation, comme un muscle salivaire labial ayant perdu son insertion sur le salivarium et uni à son symétrique.

Le bras latéro-apical du suspensorium reçoit une innervation (*t47*) du nerf hypopharyngien n° 20 et une insertion du muscle dépresseur de la lingua ; il comprend donc des portions maxillaires ; la base de l'arc moyen du suspensorium reçoit une innervation tégumentaire (*t46*) du nerf hypopharyngien n° 19, qui est mandibulaire. Par conséquent, la limite intersegmentaire mandibulo-maxillaire passe entre les innervations tégumentaires *t46* et *t47*. Les bras suspensoriaux supra-salivaires et latéro-apicaux étant semblables et le muscle dépresseur de la lingua ne pouvant s'interpréter que comme un longitudinal ventral maxillaire, la limite maxillo-mandibulaire passe par le bras latéro-apical, juste au-dessus des deux points remarquables précités, et va rejoindre vers l'arrière la limite labio-maxillaire, avec laquelle elle se confond sur le bras latéral du suspensorium.

Nous avons vu (chap. V) que le nerf hypopharyngien 18 appartient au neuromère superlingual. Les innervations tégumentaires (notées *t43*, *t44* et *t45*) qu'il donne à l'hypopharynx appartiennent au métamère correspondant. Par conséquent, la limite sternale mandibulo-superlinguale passe entre ces points remarquables d'une part et *t46* d'autre part. Elle est alors matérialisée par l'arc moyen du suspensorium. Comme la membrane articulaire de la mandibule sur l'hypopharynx se poursuit pratiquement jusqu'à la bouche, la limite superlinguo-mandibulaire remonte le long de la portion inférieure du bras oral du suspensorium.

Les muscles dilateurs ventraux du cibarium, recevant leur influx de la commissure *c1*, sont tritocérébraux ; il en est donc de même de leur insertion sur la lingua ; les muscles suspenseurs de la bouche (*slb* et *rao*) reçoivent leur innervation de nerfs issus des régions tritocérébrales du cerveau ou des racines ventrales du ganglion frontal. Par conséquent, la limite intersegmentaire superlinguo-tritocéphalique passe par l'arc supérieur du suspensorium et le bras oral, sous les insertions des muscles *rao* et *slb*, précisément là où vient se terminer le dissépiment trito-superlingual (*dTS*) ; dans la région inférieure du bras oral, cette limite se confond presque avec la limite superlinguo-mandibulaire.

Ces interprétations peuvent sembler conduire à placer la bouche de l'Insecte adulte au beau milieu du domaine tritocéphalique. Nous verrons au chapitre XV comment il faut comprendre cette apparence.

En résumé, nous avons reconnu, par la seule étude de l'adulte, que l'hypopharynx correspondait aux régions sternales des métamères tritocéphalique (*p. p.*), superlingual, mandibulaire, maxillaire et labial, dont les limites respectives sont : le bras oral et l'arc supérieur du suspensorium (limite trito-superlinguale) ; le bras oral (*p. p.*) et l'arc moyen du suspensorium (limite superlinguo-mandibulaire) ; le bras latéro-apical du sus-

pensorium (limite mandibulo-maxillaire) et le bras supra-salivaire (limite maxillo-labiale).

Le bras latéral et le bras loral représentent ces deux dernières limites fusionnées, le domaine maxillaire devenant, dans cette région, virtuel (à l'extérieur).

La région comprise entre les bras supra-salivaires et l'orifice salivaire labial (nous savons que celui-ci s'ouvre sur le coxa 1) correspond aux régions labiales sternales (*p. p.*), subcoxale (*p. p.*) et coxale 1 (*p. p.*). Dès lors, les muscles *ddos* ne peuvent s'interpréter que comme des sterno-subcoxaux, ou, plus probablement, des sterno-coxaux 1.

Remarquons que l'hypopharynx des Lépismes est à la fois moins primitif que celui des autres Aptérygotes, puisqu'il a perdu ses *superlinguæ*, et plus primitif, puisque chez ceux-ci on ne retrouve pas sur sa surface les limites intersegmentaires qui existent encore chez *Thermobia*.

CHAPITRE XII

L'ANTENNE

A. — Squelette.

L'antenne (fig. 1 et 4) comprend un scape, un pédicelle, contenant l'organe de Johnston et un flagelle composé de très nombreux pseudo-articles.

Le scape (*sc*), le plus volumineux des articles antennaires, présente, à sa base, une glène dorsale et une glène ventrale s'articulant sur les condyles antennaires supérieur (*cas*) et inférieur (*cis*) déjà signalés. Le bord du scape porte également deux glènes recevant des condyles correspondants du pédicelle ; celui-ci présente également, sur son bord distal, deux glènes où s'engagent des condyles correspondants du premier pseudo-article flagellaire. Les autres pseudo-articles du flagelle ne présentent aucune différenciation articulaire, hormis la membrane. Ils n'ont d'ailleurs pas de muscles moteurs.

Scape, pédicelle et flagelle présentent donc entre eux et la base antennaire des articulations dicondyliennes certainement primitives, puisque les axes articulaires correspondants sont successivement orthogonaux l'un à l'autre.

B. — Musculature.

Toutela musculature antennaire extrinsèque (fig. 63) s'insère d'une part sur le tentorium antérieur, d'autre part sur la marge basale du scape, plus précisément sur des sortes d'apodèmes en forme de bosses creuses à convexité tournée vers la cavité céphalique. Aucun muscle antennaire ne prend appui sur le crâne. L'origine crânienne de certains muscles antennaires, que l'on connaît chez certains Insectes, est

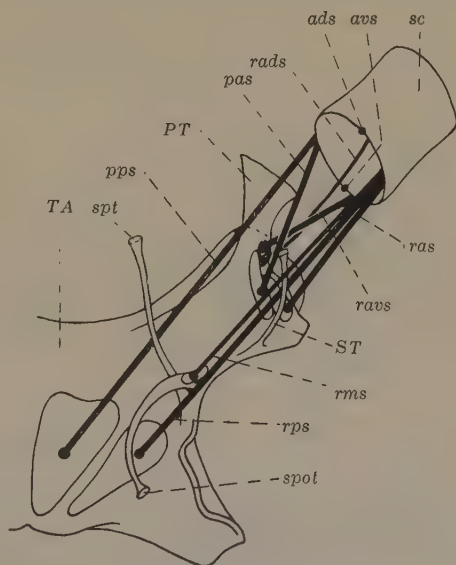


Fig. 63. — Schéma de la musculature antennaire, en vue dorsale. Seule la moitié droite est représentée.

probablement secondaire, par réduction des territoires tentoriaux qui leur donnent normalement insertion. De toute façon, ces muscles ne sauraient être considérés comme des tergo-appendiculaires.

Nous laisserons ici la musculature intrinsèque de l'antenne, qui ne présente rien de particulier : seulement des moteurs du pédicelle, insérés sur le scape et indubitablement deutocéphaliques.

La musculature extrinsèque de l'antenne forme deux groupes d'inégale importance : les protracteurs et les rétracteurs.

a. MUSCLES PROTRACTEURS DU SCAPE. MUSCLE PROTRACTEUR ANTÉRIEUR DU SCAPE (pas). — Origine sur le côté externe du bras antérieur du tentorium ; insertion sur le bord antérieur du scape.

Muscle protracteur postérieur du scape (pps). — Origine sur le corps du tentorium antérieur, contre la ligne médiane ; insertion sur le scape avec le précédent, au-dessus de lui.

b. MUSCLES RÉTRACTEURS DU SCAPE. MUSCLE RÉTRACTEUR ANTÉRIEUR DU SCAPE (ras). — Origine sur la face dorsale du tentorium antérieur contre celle du protracteur antérieur du scape, latéro-postérieurement ; insertion sur le bord postérieur du scape.

Muscle rétracteur moyen du scape (rms). — Beaucoup plus faible que les précédents. Origine sur le pied du suspenseur postérieur du tentorium (*spot*) ; insertion sur le scape avec le précédent.

Muscle rétracteur postérieur du scape (rps). — Origine sur la face supérieure du corps tentorial antérieur, latéralement à celle du muscle *pps* ; insertion sur le bord postérieur du scape avec les précédents.

Muscle rétracteur accessoire ventral du scape (ravs). — Muscle très grêle ; origine à côté du protracteur antérieur du scape, latéro-antérieurement à lui ; insertion sur le bord ventral du scape, juste en arrière de l'articulation ventrale de l'antenne. De par sa faiblesse et la position de son insertion, ce muscle, tout comme le suivant, ne doit jouer qu'un rôle tout à fait négligeable. La moitié proximale de ce petit muscle présente une striation très nette, tandis que sa portion distale est tendineuse et même chitinisée tout le long de son trajet au-dessus de la lame formée par le bord ventral de la base antennaire ; il est d'ailleurs difficile à suivre dans sa moitié distale.

Muscle rétracteur accessoire dorsal du scape (rads). — Encore plus grêle que le précédent, il est constitué par une seule fibre fort étroite. Origine sur la face dorsale du tentorium antérieur, entre celles des rétracteur accessoire ventral du scape, rétracteur et protracteur antérieurs du scape. Il remonte le long du bord antérieur du muscle *ras*, dont il est souvent très difficile à distinguer, puis le long du nerf antennaire, faisant route avec une petite trachée, pour s'insérer finalement sur le bord dorsal du scape, juste en arrière de l'articulation dorsale de l'antenne.

C. — Innervation.

L'innervation de l'antenne (fig. 64) est assurée par deux nerfs : le nerf antennaire principal (*na*), issu du lobe olfactif du cerveau (deutocérébrum) et par ce que les auteurs ont nommé le nerf moteur antennaire accessoire. Mais cette dénomination ne correspond pas à la réalité, le nerf antennaire en question donnant des innervations tégumentaires aussi bien que des innervations motrices, aussi le nommerons-nous tout simplement nerf antennaire accessoire (*naa*). Nous savons déjà que ce nerf émerge de la région moyenne de la face latérale du collier péripharyngien (*cp*) et qu'il

est essentiellement tritocérébral. Il contracte des anastomoses avec le nerf antennaire principal.

Le nerf antennaire accessoire, après sa sortie du collier, passe entre le tentorium antérieur et les muscles protracteurs antérieur et postérieur du scape, qu'il contourne. En passant au-dessus du muscle *rads*, il envoie un rameau ventral qui contourne ce muscle par l'arrière en l'innervant et, retournant vers l'avant, donne une innervation tégumentaire (*t37*) à la région latéro-externe du prétentorium, au niveau de son invagination. Un peu plus latéralement, le nerf antennaire accessoire envoie une branche dorsale pour le

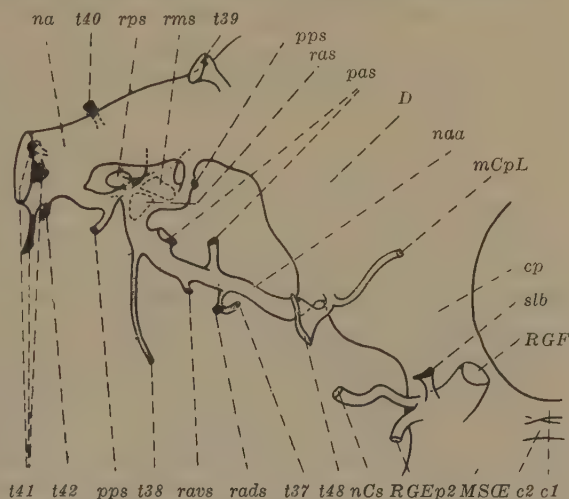


Fig. 64. — L'innervation antennaire en vue frontale; moitié droite. Le lobe olfactif n'est pas figuré en entier.

le muscle protracteur antérieur du scape, puis une branche ventrale pour le muscle rétracteur accessoire ventral du scape, puis à nouveau une branche

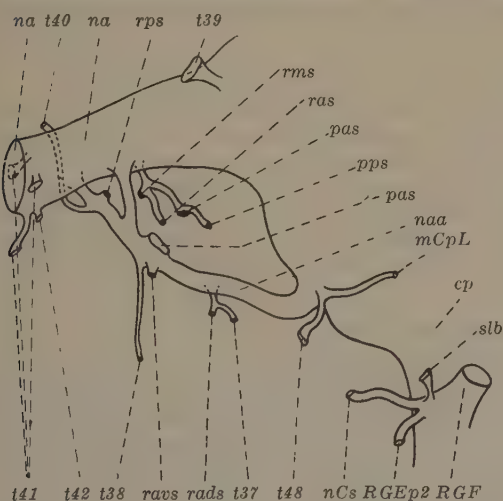


Fig. 65. — L'innervation antennaire, en vue frontale. Variation I. Comparer avec la figure précédente.

dorsale pour le muscle protracteur antérieur du scape, puis une branche tégumentaire antéro-ventrale (*t38*) pour la lame formée par le bord ventral de l'orbite antennaire. C'est à ce niveau que le nerf antennaire accessoire se termine dans le nerf antennaire principal par une triple anastomose. Au point où convergent le nerf antennaire accessoire et ces trois anastomoses, on note les innervations des muscles rétracteurs antérieur, postérieur et moyen du scape. L'anastomose médiale innerve le muscle protracteur postérieur du scape.

L'anastomose latérale innerve à nouveau ce muscle, dans sa région distale.

Le nerf antennaire principal innerve, dans sa région proximale, par une courte branche dorsale, la partie postérieure des soies frontales (en *t39*)

puis, avant de pénétrer dans l'antenne, toujours par une courte branche dorsale (*t40*), le tégument dorsal de la membrane articulaire de l'antenne ; il entre ensuite dans l'antenne pour innerver les téguments de la musculature du scape, l'organe de Johnston et les sensilles du flagelle.

Ce plan d'innervation, que nous avons pris pour type, présente des variations. Mais toujours, quelles que soient les variations individuelles, on trouve, en plus du nerf

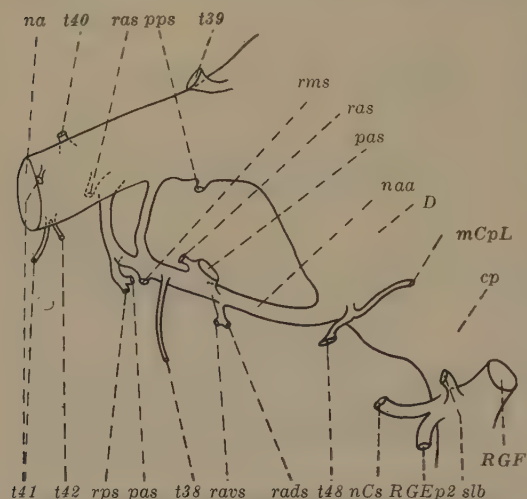


Fig. 66. — L'innervation antennaire, en vue frontale. Variation II. Comparer avec les figures 64 et 65.

les téguments dorsaux de la membrane articulaire antennaire (*t40*) sont innervés par un rameau issu de l'anastomose latérale entre les deux nerfs antennaires.

Dans l'autre variation figurée (fig. 66), on remarquera, comme différences avec le type, que le nerf antennaire accessoire ne présente que deux branches anastomotiques avec le nerf antennaire principal, que le muscle *pps* ne possède qu'une plaque motrice fournie par un rameau du nerf antennaire principal, peu après sa sortie du cerveau et que le muscle *ras* reçoit une seconde innervation issue de la face postérieure du nerf antennaire principal, au niveau de son anastomose avec le nerf antennaire accessoire.

D. — Interprétation.

Nous avons vu que l'innervation antennaire est assurée par deux nerfs issus de deux régions différentes du cerveau : le nerf antennaire principal, presque exclusivement deutocérébral, et le nerf antennaire accessoire, presque uniquement tritocérébral. De plus, nous avons constaté que les fibres qui constituent l'anastomose la plus latérale entre les deux nerfs antennaires se continuent distalement dans l'antenne elle-même, formant une partie de la face ventrale du nerf antennaire intrinsèque, tout au moins dans la région du scape ; cette portion du nerf antennaire intra-appendiculaire innerve les téguments de la région appendiculaire ventrale du scape (*t42*).

Au total, il nous faut admettre que la musculature antennaire comprend

antennaire principal, le nerf antennaire accessoire qui s'anastomose avec lui. Nous représentons sur nos figures 65 et 66 deux des principales variations rencontrées. On remarquera, comme différences essentielles (variation 1, fig. 65), que le nerf antennaire accessoire ne présente que deux anastomoses avec le nerf antennaire principal, qu'il n'innerve pas les muscles protracteur postérieur, rétracteurs antérieur et moyen du scape, et ne donne qu'une plaque motrice au protracteur antérieur ; les innervations des muscles *ras*, *rms* et *pps* (ce dernier n'ayant qu'une seule plaque motrice) et la deuxième innervation du muscle *pas* sont assurées par une branche ramifiée issue de la face ventro-postérieure du nerf antennaire principal, médialement à l'anastomose médiale entre les deux nerfs antennaires ;

des muscles deutocéphaliques, des muscles tritocéphaliques et des intersegmentaires deuto-tritocéphaliques. Ainsi, l'antenne, qui représente — tout le monde semble en convenir à l'heure actuelle (Cf. à ce sujet FAHLANDER, 1938) — l'appendice deutocéphalique, s'est plus ou moins annexé le domaine du tritocéphalon. Une telle annexion ne doit pas nous surprendre outre mesure : on sait que les cerques, par exemple, dont l'embryologie montre qu'il s'agit d'appendices appartenant au onzième segment abdominal, sont, chez l'adulte, annexés par le dixième.

Chez les Collembolés, le nerf antennaire accessoire (nerf tritocérébral de DENIS), qui semble bien être uniquement tritocérébral, prend naissance sur le collier péripharyngien plus bas que chez les Lépismes. On constate que, chez les Insectes ptérygotes, ce nerf sort du cerveau, plus près encore du nerf deutocérébral ou même n'existe pas. Il est évident que, dans ce cas, les deux nerfs antennaires sont confondus : l'annexion des domaines tritocéphaliques par les deutocéphaliques se reflète dans le système nerveux lui-même. *Thermobia* nous présente donc, à ce point de vue, un stade intermédiaire entre les Aptérygotes et les Ptérygotes. La fusion des deux nerfs antennaires est même déjà amorcée, puisque, d'une part, l'extrémité distale du nerf antennaire accessoire se poursuit quelque peu dans le nerf antennaire principal et que, d'autre part, des fibres d'origine tritocérébrale longent le bord latéral du deutocérébrum pour participer à la formation du nerf antennaire principal. Donc, au cours de l'évolution des Insectes, le tritocérébrum tend à s'accoler au deutocérébrum. En même temps d'ailleurs, les centres superlinguaux tendent à s'accoler aux centres mandibulaires. La première de ces deux évolutions n'est pas commencée chez les Collembolés, elle est indiquée chez les Lépismes, tandis que la seconde, déjà réalisée chez les Collembolés, n'est pas commencée chez les Lépismes. Par conséquent, les deux ordres d'Insectes correspondants ne dérivent pas l'un de l'autre : ils sont situés sur deux rameaux phylétiques distincts. Notons encore que, dans certains cas, il semble que les centres superlinguaux suivent les centres tritocérébraux dans leur ascension.

Essayons, grâce aux différences individuelles relevées dans leurs innervations, de déterminer la valeur morphologique probable des divers muscles de l'antenne. Les muscles *pps*, *pas* et *ras* peuvent présenter deux innervations, alors que nous n'en avons jamais trouvé qu'une seule pour les autres. Faut-il voir là l'analogue des innervations doubles que nous avons mises en évidence pour la musculature des pièces buccales ? Nous ne le croyons pas. Nous sommes ici en présence d'un complexe nerveux ayant double appartenance neuromérique, deuto-tritocérébrale. Il est alors parfaitement logique de considérer les muscles recevant deux plaques motrices comme des intersegmentaires deuto-tritocéphaliques, comme l'a fait DENIS par exemple. D'autre part, l'existence d'innervations centrales et sympathiques se comprend beaucoup plus aisément pour les pièces buccales, dont les mouvements complexes doivent être coordonnés, que pour les antennes qui sont des appendices indépendants à mouvements beaucoup plus simples. Nous admettons donc que les muscles *pps*, *pas* et *ras* sont

des intersegmentaires, que leurs innervations distales sont deutocérébrales, les proximales étant tritocérébrales.

Examinons maintenant les autres muscles antennaires. Les muscles *rms* et *rps* ne présentent qu'une seule innervation, et leurs insertions distales sont confondues avec celle de *ras* ; or, nous avons attribué ce point au deutocéphalon. Les muscles *rms* et *rps* sont alors très vraisemblablement deutocéphaliques ; la position de leurs plaques motrices ne contredit nullement cette façon de voir. Restent les muscles *rads* et *ravs*. Nous ne doutons pas qu'ils soient tritocéphaliques. En effet, nous ne leur avons jamais trouvé qu'une seule innervation et celle-ci est toujours portée par le nerf antennaire accessoire lui-même. D'autre part, les insertions proximales de ces muscles se font tout contre celles de *ras* et *pas*, c'est-à-dire tout contre un territoire tritocéphalique ; enfin, les insertions distales de *rads* et *ravs* sont assez éloignées de celles des autres muscles (qui sont, au moins à ce niveau, deutocéphaliques) et se font au voisinage des articulations antennaires. Autrement dit, le scape, primitivement deutocéphalique, s'est annexé des portions tritocéphaliques, et cette annexion a commencé, comme il est logique de le penser, par les points où l'appendice deutocéphalique prend appui sur le crâne : par ses articulations.

En résumé, la musculature antennaire comprend des deutocéphaliques (*rps* et *rms*), des tritocéphaliques (*rads* et *ravs*) et des intersegmentaires deutotritocéphaliques (*pps*, *pas* et *ras*). Le scape est deutocéphalique, sauf en ses points d'articulation sur la base antennaire.

E. — Les cœurs antennaires.

Divers auteurs ont décrit, chez divers Insectes, des organes vasculiformes plus ou moins

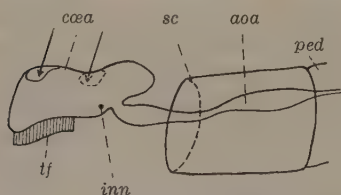


Fig. 67. — Le cœur antennaire droit, en vue dorsale.

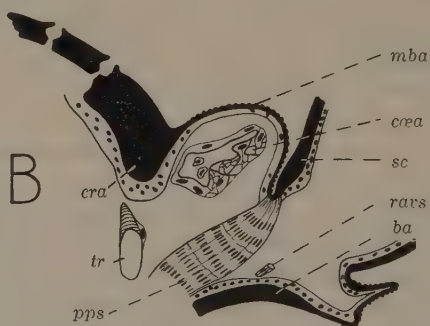
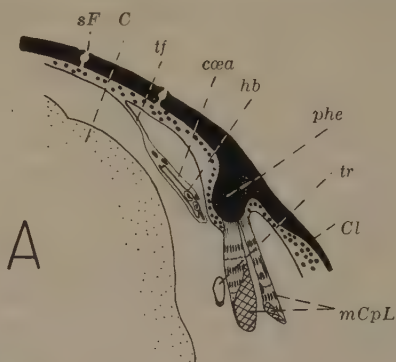


Fig. 68. — Le cœur antennaire, vu sur coupes. A : coupe longitudinale verticale dans la région frontale. B : coupe transversale dans la région de la base de l'antenne.

contractiles se prolongeant distalement dans la cavité antennaire, tandis que, proximalement, ils sont souvent en relation avec l'aorte céphalique.

Le cœur antennaire (*coea*, fig. 67 et 68) de *Thermobia domestica* est une formation paire à l'aspect de sac épithélial fibreux (cette structure fibreuse est très visible, fig. 68 B), situé entre le cerveau et la crête épistomale, appendu au frons par des formations tonofibrillaires (*tf*) certainement homologues du muscle *m1* des Psoques (BADONNEL, 1934). Dans ce sac, on trouve fréquemment des hématoblastes (*hb*). Chaque cœur antennaire envoie un prolongement dans l'antenne : l'aorte antennaire (*aoa*). Le cœur antennaire ne contracte ici aucune relation avec l'aorte céphalique : il s'ouvre simplement dans la cavité générale céphalique par un ou deux orifices à sa partie inféro-antérieure. Pourtant il est possible que, dans certains cas, les deux cœurs antennaires soient reliés l'un à l'autre et à l'aorte céphalique dorsale, mais nous ne voulons pas l'affirmer. Quoi qu'il en soit, l'aspect le plus fréquent est celui que nous avons figuré. L'innervation de ce cœur antennaire, que nous n'avons jamais trouvée de façon très nette, est très probablement assurée par le nerf deutocérébral des soies frontales (*t39*). Cette innervation est indiquée sur notre figure 67 en *inn*.

CHAPITRE XIII

LES ORGANES FRONTAUX

Les organes frontaux des Lépismes ont déjà été signalés et étudiés par divers auteurs (HANSTROM, DE LERMA). Nous ne reprendrons pas leur étude cytologique, ne pouvant que souscrire aux données des auteurs. Toutefois, nous n'avons pas retrouvé la division anatomique de l'organe frontal médian en processus antérieur transverse et processus postérieur signalée par DE LERMA (1947), chez *Ctenolepisma targionii*, mais une telle division, si elle n'existe pas chez *Thermobia*, n'en est pas moins parfaitement logique, comme nous le verrons, et vient à l'appui de nos interprétations.

Les organes frontaux latéraux (*of*) et leur innervation ont été fort bien décrits chez *Thermobia* par HANSTROM (1940). Rappelons simplement qu'ils sont situés sous la portion postérieure paramédiale du frons, un peu en avant de la suture postfrontale (fig. 7). Ils reposent directement sur la partie moyenne dorsale (protocérébrale) du cerveau, de chaque côté du plan sagittal. Ils reçoivent leurs nerfs des masses neuropilaires protocérébrales sous-jacentes (fig. 18).

L'organe frontal médian (*OF*, fig. 7 et 18) a été, lui aussi, bien décrit au point de vue cytologique, mais nos prédécesseurs n'ont pas su trouver toute son innervation. DE LERMA a reconnu à l'organe frontal médian une valeur de glande neuroendocrine en relation, chez la femelle, avec l'évolution des ovaires. Ce serait en somme le correspondant physiologique de l'hypophyse des Vertébrés, au moins en partie.

L'organe frontal médian est appliqué contre la région antéro-médiane du frons, au-dessus de la crête épistomale, entre les deux touffes de soies frontales (nos devanciers ont mal interprété les aires craniennes antérieures); en arrière, il s'étend sur le ganglion frontal, jusque contre la face antéro-médiane du cerveau. Latéralement, il est encadré par les muscles fronto-stomodéaux. Nous avons déjà vu que l'organe frontal médian est largement innervé par un nerf impair protocérébral (*pOF*, fig. 18, 22 à 24) venu des régions postérieures du cerveau et par deux nerfs deutocérébraux (*dOF*, fig. 18, 21 et 24), issus des racines dorsales du ganglion frontal. Ces nerfs deutocérébraux n'étaient pas connus de nos prédécesseurs. Leur importance théorique est considérable.

L'innervation nous montre que les organes frontaux latéraux sont morphologiquement simples et protocérébraux. L'organe frontal médian est morphologiquement complexe : sa partie postérieure (processus posté-

rieur de DE LERMA) est protocérébrale, sa partie antérieure (processus antérieur du même auteur) deutocérébrale. Ceci va nous conduire à des remarques intéressantes sur la valeur morphologique du protocérébrum. On a l'habitude de dire que le cerveau des Insectes comporte le système nerveux acronal uni aux premiers ganglions du système nerveux métamérique et que les restes de ce système nerveux acronal sont dans le protocérébrum. Cette idée est basée essentiellement sur le fait que les yeux et les ocelles, que l'on considère, à cause de leur position, comme des organes sensoriels acronaux, sont desservis par le protocérébrum. Toutefois on tend à admettre que le protocérébrum comporte, outre des éléments acronaux, un neuromère que l'on nomme préantennulaire [WIESMANN, (1926), MELLANBY (1936), ROONWAL (1937)].

Nous avons vu que les ganglions épipharyngiens étaient des vestiges du système nerveux acronal, et rien ne nous a permis de penser que le cerveau portait lui-même des éléments acronaux. S'il n'en était pas ainsi, les ocelles des Insectes seraient certainement des organes acronaux. Nous n'avons pas d'ocelles chez *Thermobia*, mais, par contre, des organes frontaux dont l'innervation est tout à fait comparable et qui sont en relation avec les ocelles là où les deux types de formations existent. Chez certains Crustacés, le centre de l'organe frontal médian dessert aussi l'œil nauplien (HANSTROM). L'organe frontal médian, dont l'innervation est identique à celle d'un ocelle impair : celui de *Machilis* par exemple, serait à la fois acronal (par *pOF*) et deutocérébral (par *dOF*) ; autrement dit, l'organe frontal médian, qui constitue une unité anatomique située dans une région relativement peu comprimée morphologiquement, « sauterait » le métamère préantennulaire, ce qui nous paraît assez difficile à admettre. Pour nous, l'organe frontal médian est préantennulaire-antennulaire. Si l'organe frontal et, par conséquent, l'ocelle médian des Insectes n'est pas acronal, le cerveau ne comporte aucun vestige acronal et les yeux, eux aussi, sont préantennulaires. Cette façon de voir a l'avantage de permettre une interprétation simple de l'œil pédonculé des Décapodes, sans être obligé d'admettre qu'il résulte de l'arrachement d'une portion acronale qui se trouverait annexée par l'apex d'une formation appendiculaire préantennulaire. D'autre part, les interprétations classiques obligent à découper considérablement les domaines exosquelettiques et nerveux acronaux, ce qui complique bien inutilement les choses.

CHAPITRE XIV

INTERPRÉTATION DU CLYPÉO-LABRE

Dans ce chapitre, nous pensons apporter, dans ses grandes lignes, la solution si longtemps controversée de la valeur morphologique du labre qui a donné lieu à un grand nombre d'hypothèses plus ou moins fondées.

Rappelons rapidement l'innervation des divers éléments du domaine clypéo-labral. Les éléments nerveux qui participent à cette innervation sont schématisés sur notre figure 69.

Les muscles suspenseurs de la bouche (*slb*, *db* et *rao*) sont innervés par le ganglion frontal et ses racines ventrales.

Les muscles dilateurs dorsaux du cibarium (*dc*), labraux antérieurs (*mLa*), compresseurs (*cpL*) et réducteurs (*rdL*) du labre sont innervés par les nerfs stomodéaux antérieurs (*nsa*) et le nerf du labre (*nLr*), issu du ganglion frontal.

Les muscles labraux postérieurs (*mLp*) et clypéaux postérieurs du labre (*mCpL*) sont innervés par les nerfs clypéaux moteurs (*nCm*) issus des faces antérieures des acines ventrales du ganglion frontal. Le muscle *mCpL* reçoit en outre une seconde innervation, dorsale par rapport à la première, par un nerf sortant du collier au même niveau que le nerf antennaire accessoire. Nous avons montré que ce nerf est tritocérébral.

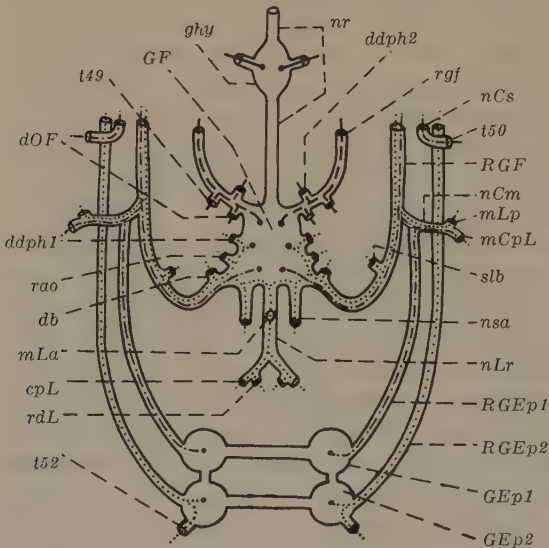
Les téguments épipharyngiens sont innervés par les ganglions épipharyngiens (acronaux), les soies labrales par un nerf (*t52*) issu du ganglion épipharyngien antérieur et les soies clypéales par le nerf clypéal sensoriel (*nCs*).

Essayons de voir à quel métamère appartient chacun

Fig. 69. — Schéma d'interprétation du complexe nerveux clypéo-labral et stomodéal. En traits continus : trajets des fibres protocérébrales ; en tirets : trajets des fibres deutocérébrales ; en lignes pointillées : trajets des fibres tritocérébrales ; en lignes de points et tirets : trajets des fibres superlinguales. Comparer à la figure 27.

de ces éléments sensoriels, musculaires et nerveux.

Nous savons déjà que les racines ventrales du ganglion frontal sont trito-



soies clypéales, sont superlinguâux, que les racines des ganglions épipharyngiens antérieurs (*RGEp2*) sont tritocérébrales et que les ganglions épipharyngiens (*GEp1* et *GEp2*) sont acronaux.

Examinons le nerf des soies labrales (*t52*). Il ne semble pas logique d'en faire une dépendance du système nerveux acronal. En effet, les éléments sensoriels épipharyngiens sont du type neuro-épithélial, tandis que les dispositifs d'innervation des soies labrales sont loin d'être primitifs : on y trouve, comme d'habitude, des éléments sensoriels en relation avec des éléments ganglionnaires. Aussi, le nerf *t52* appartient-il très certainement au domaine métamérique, et, plus précisément, au domaine tritocéphalique, puisque les racines des ganglions épipharyngiens antérieurs sont tritocérébrales.

Examinons maintenant les nerfs clypéaux moteurs et les racines des ganglions épipharyngiens postérieurs. Ces nerfs partent des régions antéro-latérales des racines ventrales du ganglion frontal. Ils ne peuvent donc appartenir à des neuromères autres que les tritocérébral et superlingual. Essayons de voir quels sont les éléments à rapporter à chacun de ces métamères. *nCm* innerve *mCpL*, qui reçoit en outre une innervation tritocérébrale. Nous avons déjà trouvé des muscles à deux plaques motrices dans les pièces buccales et les antennes. Nous avons montré que, pour les pièces buccales, les deux plaques motrices appartenaient au même neuromère, mais que, pour les antennes, il n'en était pas de même. Les raisons que nous avons invoquées dans le cas de la musculature antennaire valent encore ici, d'autant plus que seul le muscle *mCpL* reçoit une double innervation dans le domaine clypéo-labral. Nous devons donc admettre que le muscle en question est un intersegmentaire tritocéphalique pour sa portion dorsale, superlingual pour sa portion inférieure innervée par *nCm*. Le muscle *mLp* s'insère dorsalement entre les muscles *mCpL* et *ddph1* d'une part, la région médiale des soies frontales d'autre part. Il est donc coïncé entre un domaine tritocéphalique et un domaine deutocéphalique ; il est alors très probable qu'il appartienne au domaine tritocéphalique et non au superlingual. Reste *RGEp1*. Ce nerf se rend au complexe des ganglions épipharyngiens, complexe qui a déjà reçu un nerf tritocérébral. Il est donc probable, sans quoi les dispositifs observés seraient incompréhensibles, que *RGEp1* appartienne à un autre neuromère : le superlingual. Ainsi, *RGEp1* est superlingual, *nCm* mixte, donnant une innervation superlinguale à la portion inférieure de *mCpL* et une innervation tritocérébrale à *mLp*.

Étudions maintenant les innervations des muscles *slb*, *db*, *rao* et *ddph1*. Le muscle *slb*, généralement innervé par la racine ventrale du ganglion frontal, peut cependant, chez certains individus, l'être par la face antérieure du collier lui-même. Or la face antérieure du collier, au-dessus des racines ventrales du ganglion frontal, est tritocérébrale. De plus, sur certaines préparations, nous avons pu voir que les fibres constituant le nerf destiné au muscle *slb* proviennent du paquet tritocérébral des racines ventrales du ganglion frontal, qui se poursuit dans les régions latérales

de ce même ganglion. Or c'est précisément de cette région que partent les nerfs destinés aux muscles *db*, *rao* et *ddph1*. Ces muscles, ainsi que *slb*, doivent donc être tritocérébraux. Une remarque complémentaire va nous confirmer dans cette façon de voir. D'une part, tous les muscles en question sont situés entre les arcs nerveux constitués, de chaque côté, par une racine ventrale et une racine dorsale du ganglion frontal. Les muscles *ddph2*, situés en arrière des racines dorsales du ganglion frontal et innervés par elles, sont, comme elles, deutocérébraux. La racine ventrale du ganglion frontal est mixte, trito-superlinguale. Par conséquent, l'espace compris entre *rgf* et *RGF* doit appartenir au domaine tritocéphalique et non au domaine superlingual.

Il ne reste plus à interpréter que le nerf labral (*nLr*) et les nerfs stomodéaux antérieurs (*nsa*). Leur point de sortie, sur la région antérieure du ganglion frontal, ne nous renseigne pas beaucoup sur leur nature morphologique. Pour nous, ils sont tritocérébraux, comme il est généralement admis. Nous n'avons qu'une seule observation à l'appui de cette affirmation,

mais elle est suffisamment nette pour, à elle seule, constituer une preuve largement suffisante. Sur une de nos préparations, nous avons constaté que les fibres qui constituent les nerfs en question se confondaient, dans les racines ventrales du ganglion frontal, avec le faisceau postéro-interne (c'est-à-dire avec la portion tritocérébrale) des racines ventrales du ganglion frontal.

Notre figure 69 résume l'interprétation que nous venons de faire du complexe nerveux de la région fronto-clypéo-labrale.

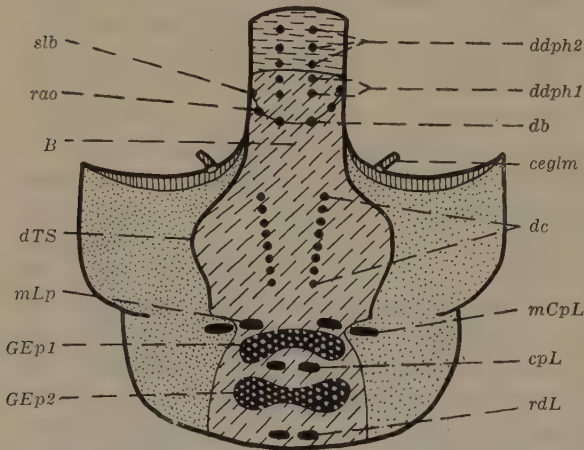


Fig. 70. — Carte morphologique de la région épipharyngienne, en vue postérieure. La région antérieure dorsale du pharynx est figurée. Les muscles sont représentés par leurs insertions stomodéales. En noir pointillé de blanc : les régions acronales ; en traits interrompus horizontaux : les régions deutocéphaliques ; en traits interrompus obliques : les régions tritocéphaliques ; en pointillé : les régions superlinguales ; en hachures verticales : les régions mandibulaires.

Il nous reste encore à interpréter la formation lamellaire que nous avons nommée, un peu par anticipation, le dissépiment tritosuperlingual (*dTS*). La justification de ce nom est maintenant très aisée. Reportons-nous à la figure 7. Nous y constatons que le dissépiment laisse, latéralement, les soies clypéales (que nous avons montrées appartenir au domaine superlingual) et, médialement, les muscles *dc* (tritocéphaliques) et la partie dorsale des muscles *mCpL* (intersegmentaires dont la partie dorsale est

tritocéphalique). La coupe figure 10 nous montre *dTS* passant juste au-dessous du muscle *slb* (tritocéphalique). Rappelons que notre dissépiment est toujours largement échancré au niveau des racines ventrales du ganglion frontal. Ainsi la formation *dTS* laisse en avant et au-dessus d'elle des domaines tritocéphaliques ; en arrière et au-dessous, des domaines superlinguaux. Par conséquent, elle a bien valeur de limite intersegmentaire trito-superlinguale.

Toute la région médiane du clypéo-labre est tritocéphalique ; les régions latérales sont de nature superlinguale ; sur la face postérieure du clypéo-labre (épipharynx), la disposition métamérique est identique (fig. 70). Toutefois il y subsiste des portions acronales (pieds des ganglions épipharyngiens). Ainsi les domaines métamériques ont annexé le domaine acronal dans la région postérieure de la cavité clypéo-labrale. Tout ce qu'il en subsiste s'est concentré essentiellement dans les ganglions épipharyngiens. Nous montrerons plus loin comment cette annexion s'est réalisée.

Il est intéressant de remarquer que le domaine acronal, situé, comme nous le verrons au chapitre suivant, immédiatement en avant de la bouche primitive, a été englobé par le métamère tritocéphalique, situé immédiatement en avant de la bouche définitive.

L'analyse que nous venons de faire de la région clypéo-labrale nous permet d'en dresser des cartes morphologiques très précises. C'est ce que nous avons fait sur nos figures 70 et 76.

CHAPITRE XV

INTERPRÉTATION DE LA RÉGION STOMODÉALE

Nous connaissons déjà la structure du stomodéum et sa musculature (Cf. chap. IV). Il nous faut maintenant récapituler les données concernant l'innervation.

Innervation des muscles suspenseurs dorsaux. — Les muscles dilatateurs dorsaux du cibarium (*dc*) sont innervés par les nerfs stomodéaux antérieurs, donc tritocéphaliques. Le dilatateur dorsal de la bouche (*db*) est innervé par la racine ventrale du ganglion frontal, et nous avons montré qu'il est tritocéphalique. Les premiers dilatateurs dorsaux du pharynx (*ddph1*) sont innervés par le ganglion frontal, et nous avons montré qu'ils sont également tritocéphaliques. Les rétracteurs des angles oraux (*rao*) sont innervés par le ganglion frontal, et nous avons montré qu'eux aussi sont tritocéphaliques. Enfin, les deuxièmes dilatateurs dorsaux du pharynx (*ddph2*) sont innervés par les racines dorsales du ganglion frontal, donc deutocéphaliques.

Innervation des suspenseurs latéraux et ventraux. — Les suspenseurs latéraux de la bouche (*slb*), qui, morphologiquement, font partie des suspenseurs ventraux, puisque leurs insertions fixes se font sur le tentorium, sont innervés en général par les racines ventrales du ganglion frontal. Nous avons montré qu'ils sont tritocéphaliques.

Les dilatateurs ventraux du cibarium (*dvc*) sont innervés par la commissure *c1*, donc tritocéphaliques. Or ces muscles sont parfaitement homologues des superlinguaux de DENIS (1928). C'est ici le lieu de discuter l'interprétation de cet auteur. Résumons ses arguments :

a. Les muscles en question s'insèrent au voisinage (un peu en arrière) de la base des *superlinguæ* ;

b. Ce ne sont pas de simples dilatateurs ventraux du pharynx s'insérant au niveau de la bouche par un simple recul de celle-ci : rien ne nous indique que la bouche ait subi un pareil déplacement ;

c. Ils sont séparés des autres dilatateurs ventraux du pharynx par une commissure ;

d. L'influx nerveux ne leur est pas distribué de la même façon qu'aux autres.

Discutons ces quatre arguments :

a. Dans sa description, DENIS nous montre que les muscles en question ne s'insèrent pas sur les *superlinguæ*, mais un peu en arrière chez *Anurida*. Chez *Onychiurus*, ils sont encore plus postérieurs. Même s'ils s'inséraient

sur ces appendices, leur appartenance au seul métamère superlingual ne serait pas démontrée avec certitude ; nous avons vu que l'antenne n'est pas mue uniquement par des muscles deutocéphaliques.

b. Chez *Onychiurus*, ces muscles « superlinguaux », tout en conservant les mêmes particularités que chez *Anurida*, se comportent comme les autres dilatateurs ventraux de pharynx. La migration de la bouche vers l'arrière, ou, ce qui revient au même, le passage de métamères primitivement post-oraux en position para ou même préorale, ne peut être contestée. La plupart des embryologistes ont montré que la bouche apparaît légèrement en avant de la région des ébauches antennaires ; elle est encore plus antérieure chez *Lepisma* (HEYMONS, 1897). L'analyse que nous allons faire de nos données nous conduira non seulement à admettre cette migration, mais à préciser la manière dont elle s'est faite.

c. Une commissure étant, en principe, au milieu d'un métamère, les muscles qui se trouvent immédiatement devant et derrière elle peuvent très bien appartenir au même métamère : le sien.

d. L'influx nerveux nous paraît au contraire être distribué de la même façon à tous les dilatateurs ventraux du pharynx, les muscles superlinguaux y compris : ils sont tous innervés par la commissure notée *c* par DENIS, qui envoie des filets nerveux ventralement pour les muscles situés en dessous, dorsalement pour les muscles situés en dessus. Chez *Thermobia*, c'est le même nerf (Cf. fig. 60) qui dessert et les muscles *dvc* et les muscles *dvp1*. Ainsi rien ne nous empêche de considérer les muscles *dvc* comme tritocéphaliques et d'affirmer qu'ils ne sont pas superlinguaux.

Les dilatateurs ventraux antérieurs du pharynx (*dvp1*) reçoivent la même innervation que les précédents. Ils sont donc également tritocéphaliques.

Les muscles dilatateurs ventraux postérieurs du pharynx (*dvp2*) sont innervés par ce que nous avons nommé les nerfs aortiques antérieurs, nerfs issus du corps cardiaque. Nous savons que cette formation neuro-glandulaire reçoit des fibres tritocérébrales. L'ensemble des muscles *dvp1* et *dvp2* est homologue des dilatateurs ventraux du pharynx décrits par DENIS chez les Collemboles, où ils sont tous innervés par le même nerf. Nous pouvons donc affirmer que les *dvp2* de *Thermobia* sont également tritocéphaliques.

Innervation de la musculature stomodéale. — Les muscles semi-circulaires épipharyngiens sont innervés par les nerfs *nsa*, donc ils sont tritocéphaliques. Les muscles semi-circulaires dorsaux du pharynx sont innervés par le ganglion frontal lui-même. Nous ne pouvons donc rien affirmer de précis sur leur valeur morphologique. Cependant quelques remarques vont nous montrer qu'ils sont tritocéphaliques : les premiers muscles circulaires sont innervés dorsalement par les racines dorsales du ganglion frontal, donc deutocéphaliques ; par conséquent, nos semi-circulaires pharyngiens dorsaux, situés entre une région tritocéphalique et une région deutocéphalique, ne peuvent appartenir qu'à l'un ou l'autre de ces deux métamères. De plus, ils sont situés entre les semi-circulaires épipharyngiens, tritocéphaliques et les dilatateurs dorsaux de la bouche, également tritocéphaliques.

Par conséquent, ils appartiennent forcément eux aussi à ce métamère.

Les muscles semi-circulaires ventraux du pharynx sont innervés par les nerfs hypopharyngiens superlinguaux ; ils sont donc superlinguaux. Remarquons que ces muscles passent entre les pieds des muscles *doc* et *dop1*, qui sont tritocéphaliques. Par conséquent, en cet endroit (derrière la bouche), les métamères tritocéphalique et superlingual sont très enchevêtrés. Nous verrons tout à l'heure que les raisons de cet enchevêtrement sont aisées à trouver.

Les muscles circulaires du pharynx sont innervés dorsalement par les racines dorsales du ganglion frontal et la portion antérieure du nerf récurrent et, ventralement, par le nerf aortique antérieur. Ces muscles sont donc deutocéphaliques dans leurs portions dorsales et tritocéphaliques dans leurs portions ventrales.

Enfin, la musculature circulaire de l'œsophage est innervée par le nerf récurrent après qu'il a traversé le ganglion hypocérébral, qui, à partir de ce niveau, comporte des fibres protocérébrales. Par conséquent, la musculature circumœsophagienne comprend des éléments protocérébraux.

Rappelons que, de chaque côté de la bouche, sur les bras oraux du suspensorium hypopharyngien, entre les insertions des muscles *slb*, *rao* et semi-

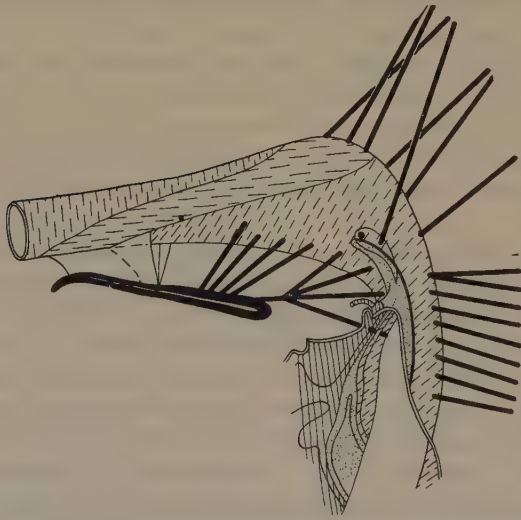


Fig. 71. — Carte morphologique du stomodéum. On reconnaîtra tous les éléments représentés en comparant ce schéma aux figures 14, 17 et 55. En noir : les muscles et le tentorium. Le dissépiement trito-superlingual est schématisé par un trait noir épais. Les régions protocéphaliques (= préantennulaires) sont figurées par des traits verticaux interrompus. Pour les autres régions métamériques, mêmes conventions que pour la figure précédente.

circulaires pharyngiens dorsaux d'une part et celles des muscles semi-circulaires pharyngiens ventraux d'autre part, passe la portion postérieure du dissépiement tritosuperlingual.

Revenons maintenant sur les formations tendues entre l'œsophage et la portion postérieure du tentorium antérieur et que nous avons décrites au chapitre IV sous le nom de mésos tentorio-stomodéaux. Le méso noté *meD* (fig. 16 et 17), compris entre deux muscles deutocéphaliques symétriques (*rps*), représente une partie de l'accolement sagittal des sacs coelomiques deutocéphaliques. Le méso qui lui est antérieur (*meT*) est tritocéphalique, puisque, immédiatement en avant

des muscles *rps*, on trouve les muscles *pps*, dont la portion tentoriale est tritocéphalique. Par conséquent, la formation notée *dDT* correspond à un

dissépiment deuto-tritocéphalique. Les régions deuto et tritocéphaliques déterminées sur la face ventrale de l'œsophage par ces formations sont limitées entre elles par un V à pointe postérieure. C'est une figure analogue qui sépare, sur le tentorium antérieur, les insertions des muscles *rps* et *pps*.

Nous pouvons maintenant résumer toutes ces données sur le stomodéum en faisant le schéma figure 71, où nous sommes en droit de marquer les limites entre les diverses régions métamériques que nous avons trouvées sur le tube stomodéal. Ce tube comprend donc des éléments protocéphaliques = préantennulaires (les plus postérieurs), deutocéphaliques, tritocéphaliques et superlingaux (les plus antérieurs). La figure 71 montre que, comme le veut DENIS, la bouche adulte est anatomiquement creusée entre les métamères tritocéphalique et superlingual. Ce métamère superlingual s'enfonce vers le haut et l'arrière, comme un coin, dans le domaine tritocéphalique, au niveau du bras oral du suspensorium. Ceci est parfaitement en accord avec la remarque que nous avons faite en étudiant la musculature péribuccale (chap. IV).

Essayons maintenant d'interpréter cette succession de domaines sur le tube stomodéal, domaines dont le plus postérieur anatomiquement est le plus antérieur morphologiquement. Nous ne voyons qu'une seule possibilité, car les conclusions de JANET ne sont pas compatibles avec nos données neuro-musculaires.

Primitivement, la bouche s'est creusée dans la portion antérieure du premier métamère (métamère protocéphalique ou préantennulaire), juste en arrière de l'acron (exactement entre l'acron et le métamère préantennulaire), ce qui est en accord avec les données embryologiques, notamment avec celles de HEYMONS. Partant de ce point, le tube stomodéal s'invagine. A ce stade, il est constitué uniquement par des éléments préantennulaires. Ensuite la bouche recule jusqu'à sa position définitive, c'est-à-dire entre les métamères tritocéphalique et superlingual. Pendant cette migration, le tube stomodéal continue à s'accroître ; cette croissance se fait surtout par son extrémité apicale, à partir d'éléments préantennulaires qui prolifèrent pour donner l'œsophage (sauf sa portion antéro-ventrale), le jabot et le gésier. Mais la croissance du tube stomodéal se fait également, quoique à un moindre degré, par sa base, à partir du matériel situé au niveau de la bouche à un moment donné, c'est-à-dire à partir de matériel d'abord préantennulaire, puis deutocéphalique, puis tritocéphalique. Ainsi, le stomodéum définitif est-il constitué par une succession de territoires métamériques dont le plus postérieur anatomiquement (qui est aussi le plus développé) est morphologiquement le plus antérieur. Cette façon d'interpréter la formation du stomodéum a en outre l'avantage de bien faire comprendre l'évolution ontogénique du « mésoderme stomodéal » des embryologistes.

De plus, au cours de sa migration vers l'arrière, la bouche refoule les territoires qu'elle traverse. Ce fait a deux conséquences : en premier lieu, les manchons métamériques qui constituent le tube stomodéal ont leur plan transversal moyen très incliné vers le bas et l'arrière ; en deuxième lieu, on doit trouver, derrière la bouche anatomique, c'est-à-dire sur la région

dorsale de l'hypopharynx, le refoulement du dernier métamère traversé : le tritocéphalique. De plus, à ce niveau, le refoulement du domaine tritocéphalique dans le domaine superlingual aboutit à une forte intrication de ces deux domaines. C'est ce que nous avons constaté.

Peut-être nous objectera-t-on que l'embryologie n'a pas montré tout ce que nous venons de décrire. Nous ne le nions pas, mais l'étude morphologique nous force à l'admettre, sans entrer en contradiction avec l'embryologie qu'elle explique sur plusieurs points. De plus, ainsi que le veut SNODGRASS (1928), nombre de phénomènes peuvent échapper à l'étude embryologique, cachés qu'ils sont par l'accélération embryogénique, phénomènes dont les résultats sont décelables par les méthodes de l'anatomie morphologique.

L'anneau oral.

DENIS (1928) a décrit sous le nom d'anneau oral une portion du système nerveux périoral des Collembolés. C'est chez *Anurida* que les dispositifs

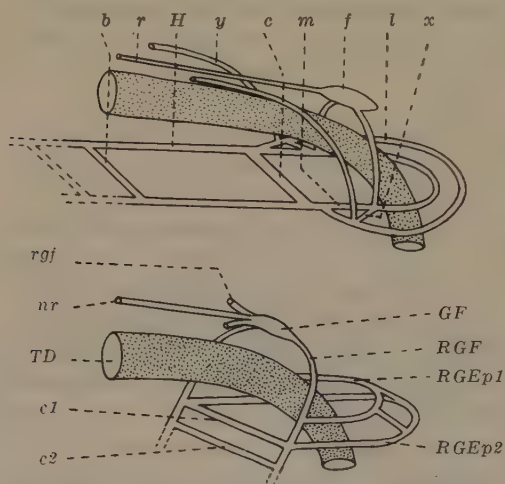


Fig. 72. — Schémas comparés de l'anneau oral d'*Anurida* (d'après les données de DENIS), en haut, et de *Thermobia*, en bas. Les lettres qui accompagnent le schéma concernant *Anurida* sont celles de DENIS (1928).

sont les plus complets. Cet anneau oral est constitué par le ganglion frontal (*f*), ses branches latérales, la partie proximale du nerf médial (*m*) et la lame fibreuse antérieure (*c*). Ventralement, cet anneau oral est en relation avec la masse sous-césophagienne par les nerfs hypopharyngiens (*H*) et, dorsalement, avec le cerveau par les nerfs *y* et *x*. Nous avons fortement schématisé les données de l'auteur sur notre figure 72 A (où, pour plus de clarté, nous avons considérablement allongé les branches latérales du ganglion frontal et dont nous n'avons représenté qu'une seule paire). Rappelons que, pour DENIS, les nerfs *H* et,

par conséquent, les commissures *b* et *c*, sont superlinguaux, les nerfs *y* tritocéphaliques ; à cet anneau oral sont annexées, par les nerfs médiaux et surtout par les nerfs latéraux, des formations acronales.

Chez *Thermobia* (fig. 72 B), nous retrouvons aisément l'anneau oral : il est constitué par le ganglion frontal, ses racines ventrales et les commissures *c1* et *c2*. Dorsalement, il est en relation avec le cerveau par les racines dorsales du ganglion frontal et, ventralement avec la base du collier, par le bout proximal des racines ventrales du ganglion frontal. Pour nous, ainsi

que nous l'avons montré, ces racines ventrales sont morphologiquement mixtes, trito-superlinguales ; les dorsales sont deutocérébrales.

Pourtant les deux formations sont indubitablement homologues. Nous avons déjà montré que nos racines dorsales étaient deutocérébrales et homologues (*p. p.*) aux nerfs *y* de DENIS, qui sont eux aussi, et de ce fait, deutocérébraux (l'auteur n'ayant pas prouvé leur nature tritocérébrale). Les commissures *b* et *c* d'*Anurida* sont fusionnées chez les autres Collembolés décrits par DENIS ; elles sont comprises entre les muscles dilatateurs ventraux du pharynx et les « muscles superlinguaux », qu'elle innerve tous. Elles sont, par conséquent, parfaitement homologues de notre commissure tritocérébrale *c1*, dont elles représentent un dédoublement dû à l'allongement du museau. Nous avons montré que la commissure *c2* (superlinguale) de *Thermobia* se retrouvait dans la région antérieure de la masse sous-cesophagienne des Collembolés (Cf. fig. 25). Or c'est précisément à ce niveau que prennent naissance les muscles hypopharyngiens. Par conséquent, il est infiniment probable que les nerfs en question ne soient pas seulement superlinguaux, mais bien tritocérébro-superlinguaux, tout à fait homologues à nos *RGF*.

Ainsi l'anneau oral de *Thermobia* et celui d'*Anurida* sont rigoureusement identiques, et tous deux sont reliés aux vestiges du système nerveux acronal (par *m* et *l* chez *Anurida*, par *RGEp1* et *RGEp2* chez *Thermobia*). La commissure tritocéphalique d'*Anurida* est simplement dédoublée, du fait même de l'allongement considérable, chez ce Collembolé, des « nerfs hypopharyngiens ».

DENIS avait déjà pressenti l'existence de cet anneau oral chez tous les Insectes : « Imaginons que les commissures de ce dernier (*Anurida*) effectuent leur rentrée dans la masse sous-cesophagienne ; imaginons encore que les ganglions épipharyngiens se soient fusionnés avec le ganglion frontal, puis faisons remonter la sortie des nerfs hypopharyngiens le long du collier, nous obtiendrons le schéma classique demandé, considéré valable pour tous les Insectes. » Nous sommes tout à fait d'accord, sauf que nous ne croyons pas à la fusion entre ganglions frontal et épipharyngiens. Précisons que les racines dorsales du ganglion frontal (nerfs *y* de DENIS) ne sont connues que chez *Thermobia*, où nous les avons mises en évidence, et chez *Anurida*. Nous pensons qu'elles doivent se retrouver, plus ou moins modifiées, chez bon nombre d'Insectes, généralement sous forme de *nervus connectivus* ; mais ce nerf est généralement très grêle, très difficile à voir, ce qui explique que sa présence ait dû souvent passer inaperçue. Il est intéressant de constater que le *nervus connectivus* des Myriapodes scutigéromorphes possède deux racines cérébrales (FAHLANDER, 1938). Quoi qu'il en soit, avec ou sans racines dorsales du ganglion frontal, l'anneau oral se retrouve, en principe, chez tous les Insectes.

Se fondant sur l'existence d'un anneau oral chez tous les Insectes et, probablement, chez les Crustacés et les Myriapodes, et frappé par la remarquable symétrie de sa structure (chez *Anurida* notamment), DENIS a vu en cette formation quelque chose de tout à fait primitif : il parle même

d'héritage de Coelentéré. Nous pensons tout différemment et voyons dans l'anneau oral un dispositif secondaire, caractéristique du plan de l'Insecte, et même, probablement, du plan arthropodien, ce qui montre l'importance de la notion d'anneau oral.

La symétrie des dispositifs de l'anneau oral est tout simplement une apparence trompeuse. Pour DENIS, le stomodéum n'a rien à voir avec la métamérie de la tête ; la bouche s'ouvre primitivement chez les Insectes, entre les métamères tritocéphalique et superlingual, les nerfs *y* sont tritocérébraux, les nerfs *H* superlinguaux. Mais les faits que nous avons exposés jusqu'ici font disparaître cette symétrie : la bouche primitive s'ouvre immédiatement derrière l'acron ; les racines de l'anneau oral, ou, ce qui revient au même, du ganglion frontal, sont deutocérébrales (racines dorsales, nerfs *y*) tritocérébrales et superlinguales (racines ventrales, nerfs *H*).

Pour nous, cet anneau oral est dû à la condensation de certains éléments d'un système sympathique complexe en relation avec tous les neuromères céphaliques, condensation due, au moins en partie, à la flexion endocranienne à laquelle nous avons déjà fait allusion (chap. V). Mais ce n'est pas encore ici le lieu d'exposer nos idées à ce sujet. Nous le ferons plus loin, au chapitre XVIII.

Remarquons qu'on peut envisager l'existence d'un autre anneau oral, qui est double, ayant même base que celui dont nous venons de parler et constitué par ce que nous avons nommé les racines des ganglions épipharyngiens antérieurs (*RGEp2* ou *l* et *a*) et postérieurs (*RGEp1* ou *m* et *I*). Cette formation péristomodéale relie les centres nerveux primitivement préoraux (acronaux) aux centres nerveux des métamères, qui encadrent la bouche définitive (tritocérébraux et superlinguaux). Il s'agit donc, ici encore, d'une formation secondaire. Nous en reparlerons au chapitre XVIII.

CHAPITRE XVI

INTERPRÉTATION DU TENTORIUM

Le peu que l'on sait de l'embryologie du tentorium permet de penser qu'il est fait de la réunion de plaques endophragmatiques intersegmentaires sternales. Les dispositifs anatomiques réalisés dans le tentorium collaire et le tentorium postérieur de *Thermobia* adulte confirment cette façon de voir. L'interprétation du tentorium antérieur, de structure morphologique beaucoup plus complexe, est beaucoup moins évidente.

A. — Le tentorium collaire.

La position des pieds du tentorium collaire indique assez clairement que cette formation est un endophragme intersegmentaire labio-prothoracique, dont la face postéro-dorsale est prothoracique, la face antéro-ventrale étant labiale. L'étude de la musculature confirme. Ce tentorium collaire est homologue du tentorium postérieur décrit par DENIS chez les Collembolés. Les pieds du tentorium collaire valent à la fois les pieds et les bras ventro-latéraux du tentorium postérieur des Collembolés. Ce tentorium collaire se retrouve chez les Psoques, sous forme de ligaments tentorio-collaires (BADONNEL).

Les muscles *scr*, *scor*, *spnr*, *pntt* et *tco*, qui s'insèrent sur la membrane collaire dorsale (que nous verrons être prothoracique) et sur le pronotum, sont des tergo-sternaux prothoraciques. Les muscles chiasmatiques de la première paire de pattes s'insèrent sur l'une et l'autre face du tentorium collaire, mais seulement sur sa marge médiale. Leur appartenance prothoracique n'est pas douteuse ; la position aberrante de ces muscles s'insérant sur la face inférieure du tentorium collaire s'explique aisément par des raisons d'ordre mécanique. Ils sont homologues des *mpTP* de DENIS.

Nous avons décrit le mode d'insertion du muscle longitudinal ventral *lget* continué par des tonofibrilles notées *tco*. Cet ensemble nous montre comment un muscle segmentaire peut devenir intersegmentaire. Le muscle *lget* s'insère primitivement sur la face prothoracique du tentorium collaire. Partant d'un point correspondant de la face labiale du même tentorium, un longitudinal ventral labial (*tco*) se dirige sur la face postérieure (labiale) du tentorium postérieur. Par suite du rapprochement des deux tentoriums, le muscle *tco* tend à disparaître : il n'est plus représenté que par des tonofibrilles, et le muscle *lget* s'insère en arrière sur une région

prothoracique et en avant sur une région labiale. Ce n'est d'ailleurs pas là le seul processus que peut suivre un muscle pour devenir intersegmentaire.

Remarquons que nous n'avons pas fait mention de l'innervation des muscles que nous venons d'interpréter ; tous sont innervés par le système du nerf intercalaire, qui comprend surtout des fibres thoraciques, mais aussi des fibres labiales. Cette innervation n'apporte donc aucun élément nouveau au problème.

Le muscle longitudinal *lv* est à interpréter ici. Comme les précédents, il reçoit son innervation du nerf intercalaire. Il appartient donc soit au thorax, soit au métamère labial, soit aux deux à la fois (intersegmentaire). Il s'insère en avant sur la face postéro-dorsale (thoracique) du tentorium collaire et, pour la grande majorité de ses fibres, sur la face dorsale postérieure du tentorium antérieur ; or cette région du tentorium antérieur appartient, comme nous le montrerons plus loin, aux métamères antérieurs de la tête. Par conséquent, ce muscle est très vraisemblablement prothoracique. Il s'agit d'un muscle puissant, et le tentorium collaire ne peut lui fournir qu'un point d'appui assez faible et de surface insuffisante. Ce muscle a alors déplacé son insertion antérieure sur une région voisine beaucoup plus résistante.

Le tentorium collaire de *Thermobia* est une formation endosquelettique en voie de régression (formée de deux éléments symétriques indépendants, de structure tendineuse et non chitineuse, comme chez les Collembolés, et dont la surface devient insuffisante pour permettre l'insertion de tous les muscles qui, morphologiquement, lui appartiennent). Ce tentorium collaire tend à se fusionner avec le tentorium postérieur et à se faire remplacer plus ou moins par lui. Il a valeur d'apodème sternal labio-prothoracique. Par conséquent, la limite entre tête et thorax passe, ventralement, chez les Lépisomes, au niveau de la membrane collaire. La portion de cette membrane comprise entre les pieds du tentorium collaire et le postmentum (celui-ci ayant valeur de subcoxa) représente une partie du sternite labial, l'autre partie se retrouvant sur la face ventrale de la lingua. Remarquons que la signification de la membrane collaire (portion ventrale) n'est pas la même chez tous les Insectes. Ainsi DENIS a montré que le cou des Collembolés est entièrement prothoracique, une portion du thorax étant même annexée ventralement à la tête, ce qui doit être également vrai chez les Insectes possédant une gula. Mais, dorsalement, la membrane collaire est toujours prothoracique, le postocciput représentant, dans sa portion dorsale, la limite céphalo-thoracique (Cf. *infra*).

B. — Le tentorium postérieur.

L'interprétation du tentorium postérieur est encore plus évidente que celle du tentorium collaire. Étant donnée la position des métatentorinas, il s'agit d'une formation endophragmatique intersegmentaire maxillo-

labiale. Sa face postérieure est labiale : elle donne insertion aux tonofibrilles *tico* (que nous avons vues représenter un muscle longitudinal ventral labial) et aux muscles tentorio- (sterno-) appendiculaires labiaux *tg*, *tprm* et *able*. Sa face antérieure est maxillaire : elle reçoit les insertions des tentorio- (sterno-) appendiculaires maxillaires *atp1* et *atp2* et des muscles longitudinaux ventraux maxillaires *ttl*. La face dorsale du corps métentorial donne aussi insertion à un tentorio-tentorial (*ttc*), qui ne peut s'interpréter que comme un longitudinal ventral maxillaire. Ainsi, on trouve, dans le métamère maxillaire, deux paires de longitudinaux ventraux, l'une plus dorsale (*ttc*), l'autre plus ventrale (*ttl*), comme nous en avons trouvé deux paires dans le prothorax (*lvt*, homologue de *ttc* et *lgot*, homologue de *ttl*).

Nous avons trouvé des tergo-tentoriaux (= tergo-sternaux) prothoraciques suspendant le tentorium collaire, muscles que nous avons nommés suspenseurs du rein labial. Nous trouvons également un suspenseur tergal du tentorium postérieur : *stp*. Nous avons vu qu'il est situé entre des muscles maxillaires et des muscles labiaux, mais s'insère dorsalement au milieu de muscles mandibulaires. Il est très régressé et nous ne lui avons pas trouvé d'innervation. Le plus logique et le plus simple est de le considérer comme un intersegmentaire mandibulo-maxillaire.

C. — Le tentorium antérieur.

Comme nous l'avons déjà fait remarquer, le tentorium antérieur a une structure complexe. Sur sa face ventrale, il ne reçoit que des muscles maxillaires (longitudinaux ventraux : *ttl* et *ttc* et appendiculaires : *pre*, *ata1*, *ata2*, *ata3*) et mandibulaires (appendiculaires *adt* et *adt'*). La limite entre les domaines mandibulaire et maxillaire est alors très facile à tracer.

La face dorsale du tentorium antérieur reçoit des muscles appendiculaires deutocéphaliques (*rps* et *rms*), des muscles tritocéphaliques ou dont l'insertion tentoriale est tritocéphalique (*pps*, *dvc*, *dvp*, *spt*, *pas*, *ras*, *rads*, *ravs*, *slb*) et des innervations également tritocéphaliques (*t37* et *t38*).

La limite tentoriale entre les deux domaines deuto- et tritocéphaliques

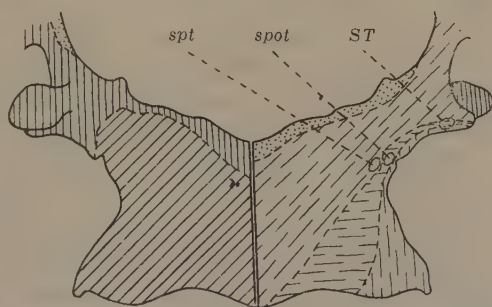


Fig. 73. — Carte morphologique schématique du tentorium antérieur. À gauche : face inférieure ; à droite : face supérieure. Les aires préantennulaires sont en hachures verticales interrompues ; les aires deutocéphaliques, en hachures horizontales interrompues ; les aires tritocéphaliques, en hachures obliques interrompues ; les aires superlinguales, en pointillé ; les aires mandibulaires, en hachures verticales ; les aires maxillaires, en hachures obliques. Comparer avec les figures 11 et 12.

est facile à tracer (fig. 73). Elle affecte la forme d'un V à pointe postérieure, figure que nous avons déjà soulignée à diverses reprises.

La face latéro-externe des bras antérieurs du tentorium reçoit, dans une sorte de cavité, le muscle mandibulaire *abl*, tandis que sa face médiale reçoit la partie postérieure du dissépiment trito-superlingual.

Le muscle suspenseur postérieur du tentorium antérieur (*spot*) est un intersegmentaire long (le plus long que nous connaissions chez *Thermobia*) deuto-mandibulaire. Son insertion crânienne et la plus grande partie de son trajet sont dans un domaine nettement mandibulaire, mais son insertion tentoriale est en plein domaine deutocéphalique, sur un apodème chitineux qui porte le muscle deutocérébral *rms*.

Le bras dorsal du tentorium (*ST*), dont nous avons décrit la structure, s'insère sur le crâne au niveau d'une région morphologiquement complexe, reçoit une innervation protocérébrale, passe entre les deux neuromères antérieurs du cerveau, puis entre les muscles deuto- et tritocéphaliques. Il appartient donc à ces trois métamères.

Nous ne prendrons pas en considération l'insertion tentoriale du muscle *lot* : nous avons montré plus haut que cette insertion s'est secondairement déplacée sur le tentorium antérieur, sa position primitive étant sur le tentorium collaire.

Ainsi, nous pouvons affirmer que le tentorium antérieur comprend des régions appartenant à tous les métamères céphaliques, du préantennulaire (ou protocéphalique) au maxillaire. La comparaison avec les tentoriums collaire et postérieur d'une part, les données embryologiques d'autre part, nous conduit à penser que ce tentorium antérieur est le résultat de la fusion d'apodèmes sternaux intersegmentaires pairs proto-deutocéphaliques, deuto-tritocéphaliques, tritocéphalo-superlinguaux, superlinguo-mandibulaires et mandibulo-maxillaires. Les restes des invaginations tentoriales sont représentés par les bras antérieurs et supérieurs du tentorium. Chacun d'eux est morphologiquement complexe : le bras antérieur montrant des territoires tritocéphaliques, superlinguaux et mandibulaires, représente les invaginations trito-superlinguales et superlinguo-mandibulaires, tandis que les bras dorsaux du tentorium, comportant des régions protocéphaliques, deutocéphaliques et tritocéphaliques, représentent les invaginations intersternales proto-deutocéphaliques et deuto-tritocéphaliques. SNODGRASS interprète ces bras dorsaux comme des expansions secondaires des bras antérieurs. Les données neuromusculaires que nous avons établies rendent très improbable cette façon de voir. Pour nous, ces bras dorsaux sont secondairement réduits, et les muscles qu'ils portaient ont glissé sur des territoires correspondants du corps tentorial, voire même du crâne. De plus, cette façon de voir semble plus conforme à l'anatomie comparée des tentoriums.

Seules manquent les invaginations mandibulo-maxillaires. Nous pensons que les bras tentoriaux correspondants ont disparu, puisqu'on retrouve le phragme auquel ils ont donné naissance et qu'ils existent entre tous les autres métamères céphaliques. D'ailleurs, ces bras man-

dibulo-maxillaires existent chez certains Chilopodes (FAHLANDER, 1938).

On peut aisément tracer les limites des territoires appartenant aux divers métamères prenant part à la formation du tentorium antérieur : nous avons suffisamment de points de repère. La région antérieure de la face ventrale est mandibulaire, la région postérieure est maxillaire. La face dorsale nous montre, d'avant en arrière, des régions successivement superlinguales, tritocéphaliques, deutocéphaliques et protocéphaliques, chacune d'elle ayant la forme d'un V, à pointe postérieure. C'est ce que nous avons schématisé sur notre figure 73. Nous remarquons que la succession des aires métamériques est normale sur la face ventrale, inversée sur la face dorsale, comme elles le sont également pour le stomodéum et, ainsi que nous le montrerons, pour la face fronto-clypéale du crâne.

Essayons maintenant de reconstituer l'architecture tentoriale de *Thermobia*. Nous avons vu que le tentorium résulte de la fusion de plaques endophragmatiques intersternales. Notons comme suit les faces de chaque endophragme primitif : *P* : protocéphalique (= préantennulaire) ; *D* : deutocéphalique ; *T* : tritocéphalique ; *S* : superlinguale ; *M* : mandibulaire ; *Mx* : maxillaire ; *L* : labiale ; *Th* : thoracique. Les endophragmes primitifs, au stade acrosternites invaginés, seront représentés, d'arrière en avant, par les notations :

Th L ; L Mx ; Mx M ; M S ; S T ; T D ; D P.

Seuls les endophragmes prothoraco-labial et labio-maxillaire ont conservé leur position primitive. Les autres deviennent sensiblement parallèles au tube digestif et se superposent comme suit :

$$\begin{array}{c}
 P \\
 \overline{D} \quad \overline{D} \\
 T \quad \overline{T} \\
 S \quad \overline{S} \\
 M \quad \overline{M} \\
 Mx
 \end{array}$$

Ces endophragmes s'unissent entre eux pour former le tentorium antérieur. Chaque endophragme devait être relié au suivant par des muscles longitudinaux ventraux. Ces muscles n'ont évidemment pu subsister qu'entre les diverses portions anatomiquement indépendantes du tentorium définitif (*tico*, *ttc* et *ttl*).

Nous pouvons, comme DENIS (1928) l'a fait pour les Collembolés, écrire ainsi la formule du tentorium antérieur de *Thermobia* :

$$\begin{array}{ccccccc}
 & & & & P & & \\
 ST & \dots\dots\dots & \overline{D} & \overline{D} & & & \\
 & & T & T & \dots\dots\dots & & \\
 & & S & S & \dots\dots\dots & PT & \\
 & & M & M & & & \\
 & & Mx & & & &
 \end{array}$$

Cette formule est rendue plus parlante encore par les schémas figures 74 et 75. Sur la figure 74, nous avons schématisé, en vue perspective

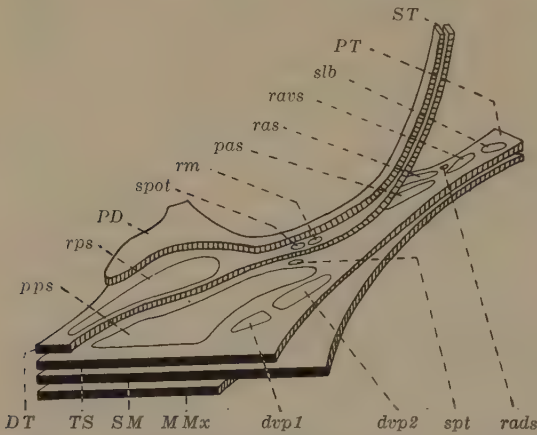


Fig. 74. — Interprétation morphologique du tentorium antérieur. Vue antéro-dorsale schématisque de la moitié gauche du tentorium. Explications dans le texte.

dorsale, la moitié gauche du tentorium antérieur, supposé découpé en ses constituants et marqué les insertions musculaires. Sur la figure 75, nous avons représenté la formule ci-dessus en l'étendant à l'ensemble du tentorium et en y portant la musculature de façon très schématique. Les bras dorsaux et antérieurs du tentorium sont symbolisés par des disques noirs. Sur ce dernier schéma, nous avons placé l'extrémité proximale des muscles mandibulaires *adt'* et *abtl* entre les endo-

phragmes *S M* et *M Mx* pour rendre compte de leur insertion anatomique dans une cavité latérale du tentorium antérieur.

Si l'on compare notre formule, qui doit être valable pour la majorité des Insectes, à celle que DENIS a établie pour les Collembolés et ARGILAS pour *Machilis*, on constate que le tentorium de *Thermobia* est beaucoup plus primitif que celui des Collembolés. On retrouve toutefois les mêmes éléments fondamentaux dans les deux cas : le tentorium antérieur et le tentorium antennaire des Collembolés correspondent, dans leur ensemble, aux tentoriums antérieur et postérieur de *Thermobia* ; le tentorium postérieur des Collembolés correspond au tentorium collaire de *Thermobia*. Le bras latéral (*a* et *b*) des Collembolés correspond au bras dorsal (*ST*) de *Thermobia* ; le bras médial des Collembolés au bras antérieur du Lépisme, le trabécule postérieur d'union au bras du tentorium postérieur du Lépisme et les pieds du tentorium postérieur de ceux-là aux pieds du tentorium collaire de celui-ci.

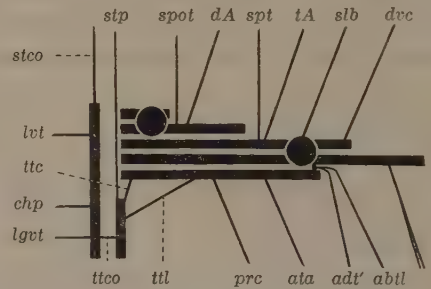


Fig. 75. — Diagramme des formations tentoriales, correspondant à peu près à une coupe sagittale. Explications dans le texte.

CHAPITRE XVII

LA MÉTAMÉRIE DE LA TÊTE

Chacun des sept métamères qui constituent la tête occupe un certain volume, que nous nommerons domaine métamérique ; la surface du crâne (ou de tout autre organe) correspondant à chacun de ces domaines est un territoire métamérique. Les faits que nous avons exposés jusqu'ici nous permettent de retrouver ces domaines et ces territoires. Primitivement, la limite entre deux métamères consécutifs est un plan, mais il ne faut pas s'attendre à retrouver des conditions aussi simples dans la tête, qui a subi de nombreuses et profondes modifications. Certains métamères n'occupent parfois que des régions fort réduites, tandis que d'autres ont pris un développement considérable et ont refoulé les métamères voisins. Ainsi les surfaces qui séparent les divers métamères sont-elles très gauchies et leurs traces sur les téguments forment des lignes compliquées ; cependant on retrouvera toujours la succession normale des métamères (fig. 76 et 77).

Rappelons tout d'abord que le domaine acronal qui correspond au « segment » antérieur acélomique et primitivement préoral est pratiquement réduit aux seuls ganglions épipharyngiens, qui représentent ses portions nerveuses.

a. TERRITOIRES PRÉANTENNULAIRES OU PROTOCÉPHALIQUES. — Le premier métamère de la tête est le métamère préantennulaire. Son mésoderme reste massif et ne forme pas de coelome. Ses ganglions constituent le protocérébrum. Le mésoderme préantennulaire existe chez l'embryon de *Lepisma* (HEYMONS, 1897, n'en parle pas, mais il le figure). Ce segment préantennulaire a été mis en évidence par plusieurs auteurs chez les Insectes, les Crustacés et les Myriapodes (HEYMONS, 1901 ; WIESMANN, 1926 ; MANTON, 1928, 1934 ; MELLANBY, 1936 ; ROONWAL, 1937) et soupçonné par plusieurs autres. Ses appendices, les pédoncules oculaires des Crustacés qui en sont pourvus (SNODGRASS, 1928), manquent chez les Insectes et les Myriapodes.

Les territoires préantennulaires sont ceux qui correspondent aux formations que nous avons vues être innervées par le protocérébrum, à savoir les yeux, les soies préoculaires, l'innervation tégumentaire *t57*, les soies pariétales, la portion médio-postérieure des bras dorsaux du tentorium, les régions postéro-latérales des soies frontales (innervation *t55*), les organes frontaux latéraux, l'innervation *t56* et la portion postérieure de l'organe frontal médian.

b. TERRITOIRES ANTENNULAIRES OU DEUTOCÉPHALIQUES. — Ils contiennent la partie moyenne de l'insertion des bras dorsaux du tentorium antérieur, la majeure partie des soies frontales, les dilatateurs dorsaux postérieurs du pharynx et la région antérieure de l'organe frontal médian (processus transverse de DE LERMA).

Bien entendu, les antennes, dont elles sont les appendices, appartiennent à ce métamère, sauf les portions basales dorsale et ventrale (articulaires) du scape, qui sont tritocéphaliques.

Tous ces territoires, situés anatomiquement en avant des territoires préantennulaires, représentent les régions sternales (probablement syncoxo-sternales) du métamère antennulaire; les régions tergaes, qui devraient se trouver en arrière des territoires préantennulaires, sont pratiquement nulles. En tout cas, nous n'avons aucun point de repère chez *Thermobia*, qui ne possède pas de dilatateurs dorsaux post-cérébraux du pharynx. Il serait intéressant d'étudier l'innervation de ces muscles chez les Insectes qui en sont pourvus. Pour nous, étant donné ce que nous a appris l'étude du stomodéum de *Thermobia*, ils sont certainement deutocéphaliques, et leurs insertions dorsales appartiennent à la région tergale de ce métamère.

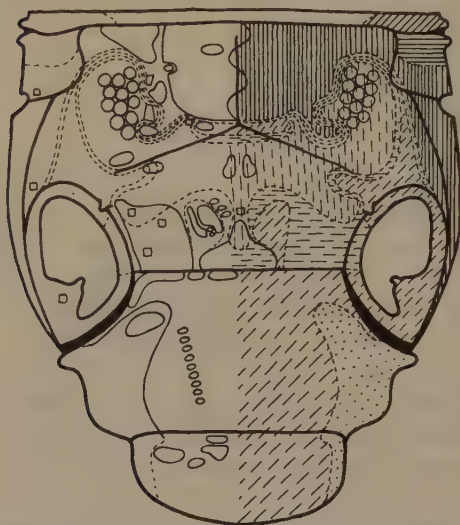


Fig. 76. — Carte morphologique du crâne. Mêmes conventions de figuration que pour la figure 7 avec laquelle on la comparera pour reconnaître les diverses formations représentées sur la gauche. Les domaines métamériques ne sont indiqués, à gauche, que par leurs limites. Conventions pour la moitié droite de la figure : hachures verticales interrompues : aires proto-céphaliques; hachures horizontales interrompues : aires deutocéphaliques; hachures obliques interrompues : aires tritocéphaliques; pointillés : aires superlinguales; hachures verticales : aires mandibulaires; hachures horizontales : aires maxillaires; hachures obliques : aires labiales; les aires prothoraciques sont laissées en blanc.

c. TERRITOIRES ANTENNAIRES OU TRITOCÉPHALIQUES. — Leurs portions tergaes sont représentées par l'insertion des muscles suspenseurs pariétaux du tentorium antérieur. Leurs portions sternales ou, plus exactement, syncoxosternales, sont, par contre, très développées. Elles sont repérées par la portion latérale des bras dorsaux du tentorium, l'innervation t38, les insertions dorsales des muscles postérieurs du labre, rétracteurs des angles buccaux, dilatateurs dorsaux antérieurs du pharynx, clypéaux postérieurs du labre, dilatateurs dorsaux de la bouche, labraux antérieurs (les deux insertions), dilatateurs dorsaux du cibarium, réducteurs et compresseurs du labre et enfin par les soies labrales. Latéro-antérieurement, la limite de ces régions sternales tritocéphaliques est matérialisée par la

trace du dissépiment trito-superlingual sur les téguments. Nous savons qu'on retrouve une portion refoulée du sternite tritocéphalique sur la face dorsale de l'hypopharynx (fig. 54 et 71) et des portions syncoxosternales sur la région médiane de l'épipharynx (fig. 70). Ainsi la partie médiane du clypéo-labre et la quasi-totalité des bases antennaires sont tritocéphaliques, ainsi que toute la région dorsale des orifices prétentoriaux, ce qui est en accord avec notre interprétation du tentorium antérieur. Les appendices tritocéphaliques, qui correspondent aux secondes antennes des Crustacés, sont connus chez beaucoup d'embryons d'Insectes, mais ils n'ont jamais été signalés avec certitude chez les Imagos. Toutefois, il y en a peut-être des vestiges chez *Machilis heteropus* (CRAMPTON) et chez *Dissosteira carolina* (SNODGRASS). Les soi-disant prémandibules (appendices intercalaires) des larves de nématocères les représentent probablement.

d. TERRITOIRES SUPERLINGUAUX. — Leurs portions tergaux sont réduites à une ligne virtuelle. Nous savons que le sternite superlingual se retrouve sur la face dorsale de la lingua (fig. 54); mais certaines parties sont passées en avant de la bouche et forment les côtés du clypéo-labre et de l'épipharynx; elles atteignent la région ventro-antérieure des orifices des invaginations prétentoriales. Les appendices superlinguaux manquent chez *Thermobia*. On les retrouve ailleurs sous le nom de superlingues (notons que la théorie maxillulaire des superlingues est incompatible avec nos données sur le système nerveux). Les paragnathes des Crustacés, dont les insertions sont situées entre la bouche et celles des mandibules (fait qui a échappé à plus d'un observateur trop superficiel), sont homologues aux superlingues, comme le veulent CRAMPTON et DENIS.

e. TERRITOIRES MANDIBULAIRES. — Cette fois, ce sont les portions dorsales de ce métamère qui ont pris un développement considérable (du fait de l'importance de la musculature tergo-appendiculaire) et ont refoulé les territoires métamériques contigus dont les tergites sont souvent virtuels.

Les régions mandibulaires tergaux (fig. 76 et 77) occupent le vertex et la face antérieure du phragme postoccipital. Elles sont indiquées par les insertions des muscles tergo-mandibulaires, les soies supra-oculaires et l'innervation tégumentaire *t34*. Les régions sternales se retrouvent sur la lingua (fig. 55). Nous savons que le subcoxa est en partie incorporé au crâne; nous lui avons attribué la région pleurostomale, une portion de la gena et de l'hypostoma (*t33* et *t32*).

Le domaine mandibulaire s'étend fort loin dans le thorax, jusqu'à l'extrémité postérieure des glandes mandibulaires.

f. TERRITOIRES MAXILLAIRES (fig. 76 et 77). — Les régions tergaux sont à peine visibles de l'extérieur: région postérieure de l'hypostoma seulement. Toutefois, on les retrouve nettement marquées sur la région latéro-postérieure du phragme postoccipital (*rl*, *fel*) et, plus médialement, sur l'apex de ce phragme (*rm*). Nous avons retrouvé les portions sternales sur l'hypo-

pharynx, entre les bras supra-salivaires et latéro-apicaux du suspensorium (fig. 55).

g. TERRITOIRES LABIAUX (mêmes figures). — Les portions tergaes labiales sont encore plus réduites que les portions tergaes maxillaires ;

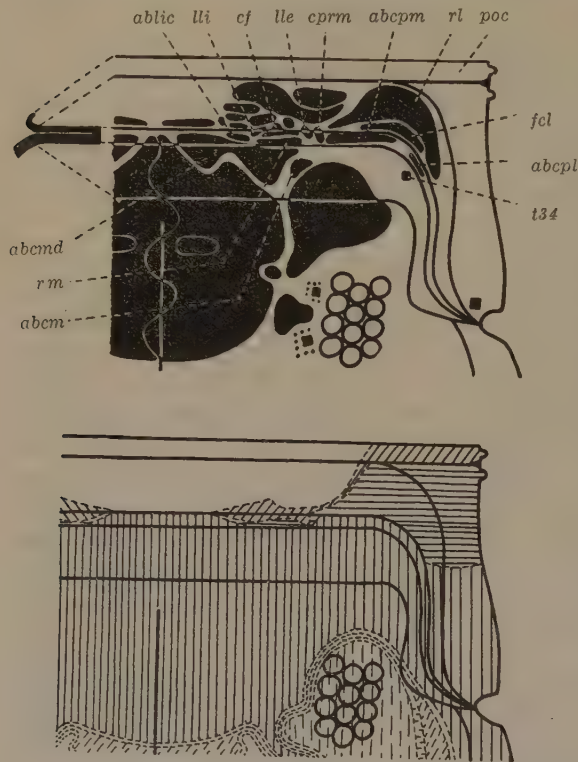


Fig. 77. — Cartes du phragme postoccipital. Mêmes conventions que pour la figure 7. Seule la moitié gauche de la région postérieure de la tête est représentée ; le phragme postoccipital (schématisé en coupe sagittale à gauche de la figure 7 d'en haut) est supposé déplié dans le plan de figure. Les insertions musculaires non notées sont celles de muscles thoraciques, et, en avant, de muscles déjà repérés sur la figure 7. En haut : carte anatomique ; en bas : carte morphologique correspondante, représentée avec les mêmes conventions que pour la figure 76.

elles occupent la portion latérale du postocciput, d'où naît le condyle labial et, plus médialement, la portion apicale du phragme postoccipital, où s'insèrent les muscles tergo-labiaux.

Les régions sternales labiales se retrouvent, comme nous l'avons montré, sur la face inférieure de la lingua (fig. 56) et sur la partie antérieure de la membrane collaire ventrale, jusqu'aux pieds du tentorium collaire.

Le domaine labial s'étend fort loin vers l'arrière dans le thorax, aussi loin que les portions postérieures des glandes labiales.

h. TERRITOIRES PROTHORACIQUES (mêmes figures). — La tête du Lépisme (et il en est probablement de même pour la plupart des Insectes) comporte une région prothoracique annexée : nous sommes en présence d'une tendance à la céphalisa-

La détermination des régions métamériques du crâne nous montre qu'aucune suture ne correspond à une ligne morphologique ; par conséquent, leur signification, contrairement à ce que croient FERRIS et son école, est purement mécanique, comme nous l'indiquions au début de ce travail. La suture postoccipitale correspond bien à une limite prothoraco-céphalique, mais dans sa région moyenne seulement : ses régions latérales correspondent à la limite tergale maxillo-labiale. Ainsi les faits que nous avons établis permettent d'apporter la solution du problème si longtemps controversé de la valeur morphologique de la suture postoccipitale.

La limite sternale deuto-tritocéphalique passe par la suture épistomale, mais ces deux lignes, morphologique et anatomique, ne sauraient être confondues, puisqu'elles ne coïncident qu'au niveau de l'organe frontal médian.

Le frons est morphologiquement très complexe, trois métamères participant à sa formation (proto- à tritocéphaliques).

Le clypéo-labre est tritocéphalo-superlingual. Sa région moyenne est syncoxosternale tritocéphalique ; ses régions latérales sont sternales superlinguales. La limite entre les deux métamères est nettement indiquée par la trace du dissépiment trito-superlingual.

Les métamères prégnathaux présentent une forte angulation vers l'arrière, car leurs régions sternales ont émigré, tout ou partie, en avant de la bouche définitive et vers le haut, ce qui a amené la fusion des régions sternales préantennulaires avec les régions tergaux du même métamère. Ce mouvement n'intéresse pas seulement les portions tégumentaires sternales, mais ce qu'on pourrait appeler les domaines sternaux tout entiers : nous l'avons trouvé au cours de notre étude du système nerveux, où il a abouti à la flexion endocranienne.

Le pôle morphologique antérieur du crâne est situé dans la région oculo-ocellaire (domaine préantennulaire). Le domaine tergal mandibulaire, après avoir pris un développement considérable, a coïncé entre lui et le domaine préantennulaire les tergites deutocéphalique, tritocéphalique et superlingual, presque uniquement réduits à des lignes virtuelles. De même, les tergites maxillaire et labial sont coïncés entre les domaines mandibulaire et prothoracique. Nous sommes donc bien loin des allégations fantaisistes de FERRIS, qui voit, par exemple, dans notre postocciput, le segment mandibulaire !

Remarquons enfin que nous n'avons trouvé de région subcoxale gnathale incorporée au crâne que pour le seul métamère mandibulaire, ce qui n'a rien d'étonnant, la mandibule étant certainement l'acquisition la plus reculée des Arthropodes mandibulés et, en tout cas, le premier appendice gnathal céphalisé.

CHAPITRE XVIII

CONCLUSIONS : LA CONSTRUCTION DE LA TÊTE DE L'INSECTE

Le corps de tout animal métamérisé comprend une région métamérique plus ou moins étendue comprise entre deux régions acéломiques, souvent fort réduites : l'acron et le telson. Chaque métamère est défini embryologiquement par la présence d'une paire de sacs céломiques. Ils sont souvent très fugaces chez les Insectes et donnent, essentiellement, la musculature et les portions mésodermiques des glandes segmentaires, qui représentent des néphridies modifiées. Chaque métamère comporte en outre une paire de ganglions nerveux et une paire d'appendices, ceux-ci pouvant manquer ou être partiellement incorporés.

Nous basant surtout, mais pas uniquement, sur l'étude du système nerveux, nous avons reconnu que, outre l'acron, sept métamères prenaient part à la formation de la tête de l'Insecte, à savoir : le protocéphalon (1), ou métamère préantennulaire, dépourvu d'appendices chez les Insectes adultes, mais portant les yeux et les ocelles, dont les centres nerveux forment le protocérébrum ; le deutocéphalon, ou métamère antennulaire, dont les appendices sont les antennes et les centres nerveux le deutocérébrum ; le tritocéphalon, ou métamère antennaire, dépourvu d'appendices chez la quasi-totalité des Insectes adultes et dont les centres nerveux forment le tritocérébrum ; le métamère superlingual, dont nous avons reconnu l'existence, dépourvu d'appendices chez *Thermobia* adulte comme chez la plupart des Insectes. Cependant, certains les ont conservés : ce sont les superlingues, certainement homologues des paragnathes des Crustacés ; les métamères mandibulaire, maxillaire et labial, connus de tous, dont les appendices sont les gnathes. Chacun d'eux possède son propre neuromère. Seuls les métamères mandibulaire et labial ont conservé leurs glandes segmentaires chez *Thermobia* (d'autres en ont conservé davantage). A ces métamères céphaliques s'adjoint secondairement une partie des régions dorsales du métamère prothoracique (une partie ventrale aussi chez certains Insectes).

Pour comprendre la formation d'une tête d'Insecte broyeur typique adulte (car aucune donnée positive ne nous interdit de penser que les

(1) On a attribué à protocéphalon et à protocérébrum des significations fort variables (dont nous ne ferons pas l'historique). Pour nous, le protocéphalon (= métamère préantennulaire) est le premier métamère de la tête, situé immédiatement en arrière de l'acron. Sa paire de ganglions nerveux, homologue à celle des autres métamères, est le protocérébrum, qui ne contient pas les centres acronaux.

résultats que nous avons acquis chez *Thermobia* soient valables pour les Insectes en général), il nous semble logique de partir d'un type primitif simple, hypothétique, d'aspect annélidien (fig. 78) (ce qui ne veut pas dire que les Annélides soient aussi simples que le type dont nous partons), où les divers constituants métamériques sont séparés par des plans transverses.

A. — La construction du squelette.

Chaque segment, ou métamère, primitif est typiquement séparé de ses voisins par des dissépiments plans qui, plus tard, disparaîtront en totalité, sauf quelques vestiges que nous avons retrouvés, considérablement gauchis : dissépiment deuto-tritocéphalique entre le tube digestif et le tentorium et dissépiment trito-superlingual entre les faces antérieure et postérieure du clypéus et entre les bras antérieurs du tentorium et la bouche.

a. SQUELETTE EXTERNE. — L'évolution des régions tergaes des métamères céphaliques est très simple, et leurs restes forment la région supérieure de la tête définitive (fig. 76). Ces tergites sont réduits à des bandes très étroites, voire même virtuelles, et anatomiquement indiscernables. Seul le tergite mandibulaire occupe une surface importante de la région épiceranienne, du fait du grand développement des muscles adducteurs tergo-mandibulaires. La partie postérieure de ce tergite ainsi que les tergites maxillaire et labial forment la face antérieure du phragme post-occipital et, de ce fait, ne sont plus visibles de l'extérieur. A ces tergites céphaliques vient s'adjoindre la portion antérieure, détachée, du tergite prothoracique qui forme la région dorsale du postocciput.

L'évolution des sternites, inséparable de celle des régions pleurales et, par conséquent, de celle des appendices, est beaucoup plus complexe.

Les appendices des Insectes, insérés sur la membrane pleurale, sont typiquement constitués par un protopodite triarticulé (subcoxa, coxa 1 et coxa 2), dont les deux articles distaux portent chacun un lobe (endite), et par un télopodite. Souvent, le subcoxa et le coxa 1 s'incorporent à la membrane pleurale, qui devient alors sclérifiée, et se fusionnent. Les coxas ainsi incorporés peuvent se souder au tergite, mais plus généralement au sternite correspondant, formant alors un syncoxo-sternite dont la structure complexe est souvent très difficile à mettre en évidence. Les appendices céphaliques postérieurs (secondes maxilles) sont fusionnées en un labium dont le postmentum représente la quasi-totalité des subcoxas ; les premiers et seconds coxas, qui portent chacun un endite (lobe interne pour le coxa 1, lobe externe pour le coxa 2) forment le prémentum. L'orifice salivaire est porté par les coxas 1. Le palpe est le télopodite. Le subcoxa de la première maxille est libre, mais presque entièrement membraneux. Coxa 1 et coxa 2 portent chacun un endite : respectivement le lobe interne et le lobe externe. Les trois articles propodiaux sont fusionnés

et secondairement redécoupés par l'articulation stipito-cardinale, qui ne correspond pas à une ligne morphologique et, par conséquent, n'est pas homologue à la suture post-mento-prémentale labiale. Le télopodite subsiste. La mandibule a perdu son télopodite, tandis que son protopodite a subi une évolution complexe : les articles protopodiaux se sont fusionnés, tandis que la région dorsale du subcoxa s'est incorporée au crâne pour former la région pleurostomale, une partie de la gène et de l'hypostoma. L'orifice salivaire mandibulaire, situé près de la bouche, appartient au premier coxa. Les appendices superlinguaux n'existent plus chez *Thermobia*, comme chez la plupart des Insectes. Nous pensons que cette disparition s'est faite après incorporation partielle du protopodite au sternite superlingual. Il en est de même pour les appendices tritocéphaliques. Il est pratiquement impossible de dire avec précision ce que représente l'antenne, qui est assez complexe. Nous avons toutefois reconnu que c'est l'appendice deutocéphalique, mais qu'il s'annexe des régions tritocéphaliques, notamment au niveau de ses articulations avec le crâne ; aussi trouve-t-on, dans la musculature antennaire, outre des muscles deutocéphaliques, des muscles tritocéphaliques et des intersegmentaires deuto-tritocéphaliques. Il est probable que le protopodite antennaire se soit partiellement incorporé au crâne. Les appendices protocéphaliques ont disparu chez les Insectes, et il est impossible, à l'heure actuelle, de dire si cette disparition

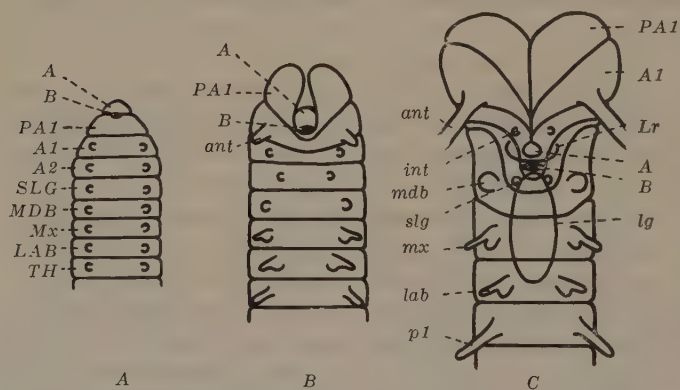


Fig. 78. — Schémas montrant, en vue ventrale, le passage de l'embryon d'un ancêtre hypothétique des Insectes (A) à l'embryon des Insectes actuels (C), d'après les données de la morphologie et de l'embryologie. Explications dans le texte.

est totale ou si elle s'est faite après incorporation au crâne de portions protopodiales préantennulaires. Primitivement, tous les sternites (ou syncoxosternites) sont postérieurs à la bouche (fig. 78), mais celle-ci recule jusqu'à se situer entre les sternites tritocéphalique et superlingual, entraînant l'acron avec elle. Autrement dit, les régions syncoxosternales des premiers métamères remontent en avant de la bouche, ce qui aboutit notamment à la fusion du sternite préantennulaire avec le tergite de ce même métamère (fig. 76). Le sternite (probablement le syncoxo-sternite) deutocéphalique remonte aussi et forme la région antérieure du frons. Le syncoxosternite tritocéphalique (ou peut-être seulement ses portions coxales) remonte également pour former la région médiane du clypéo-labre, qui englobe dans sa face épipharyngienne les

vestiges des territoires acronaux. Chez les Insectes plus évolués, les vestiges acronaux tendent à disparaître complètement. Une portion du sternite tritocéphalique, portion refoulée par le recul de la bouche, se retrouve sur la lingua. Le syncoxosternite superlingual se retrouve essentiellement sur l'hypopharynx. Toutefois, les portions antérieures du sternite superlingual ont, elles aussi, émigré vers l'avant, où elles forment les portions latérales du clypéo-labre. Les sternites mandibulaire, maxillaire et labial forment le reste de la lingua, où ils sont nettement visibles et, tout au moins chez *Thermobia*, bien délimités (fig. 55). Ainsi l'hypopharynx est-il constitué par une élevation des téguments des régions sternales (*sensu lato*) des métamères tritocéphalique à labial. Remarquons qu'une partie du sternite labial se retrouve dans la membrane collaire ventrale de *Thermobia*, mais ce fait n'a pas portée vraiment générale.

b. SQUELETTE INTERNE (*tentorium*). — Au niveau des portions latéro-ventrales de chaque ligne intersegmentaire se forme une paire d'invaginations qui se réunissent en une plaque intersegmentaire verticale. Chaque plaque intersegmentaire est reliée à ses voisines par des muscles longitudinaux ventraux segmentaires. Nous avons vu que les sternites des métamères céphaliques antérieurs remontent vers les régions frontales de la tête définitive. Les rapports des endophragmes intersegmentaires sont naturellement affectés par cette migration des régions sternales. Les endophragmes maxillo-labial et labio-prothoracique conservent, à peu de choses près, leur aspect primitif et donnent respectivement le tentorium postérieur et le tentorium collaire de *Thermobia*. Les autres endophragmes voient leurs bras remonter, avec les régions ventrales qui les portent, vers les régions antérieures et dorsales de la tête, tandis que les plaques correspondantes deviennent sensiblement horizontales. Les bras des endophragmes préantennulo-antennulaire et antennulo-antennaire se fusionnent, formant les bras dorsaux du tentorium antérieur, tandis que les bras des endophragmes tritocéphalo-superlingual et superlinguo-mandibulaire donnent, en se fusionnant, les bras antérieurs du tentorium. Les bras mandibulo-maxillaires disparaissent. Tous les endophragmes correspondants se fusionnent en une plaque unique : le tentorium antérieur. Les tentoriums antérieur, postérieur et collaire sont indépendants ; ils tendent à se fusionner chez les Ptérygotes et même chez certains Aptérygotes.

Naturellement, les muscles longitudinaux ventraux segmentaires des métamères antérieurs, jusque et y compris ceux du segment mandibulaire, disparaissent par suite de la coalescence des plaques squelettiques correspondantes. Seuls subsistent ceux des segments maxillaire (*ttc* et *ttl*) et labial (*tco*).

Les résultats de toutes modifications sont schématisés sur nos figures 76, 77, 70, 55, 56, 74 et 75.

B. — La construction du stomodéum.

Primitivement, la bouche s'est creusée dans la portion antérieure ventrale du premier métamère (métamère protocéphalique ou préantennulaire), juste en arrière de l'acron (exactement, entre l'acron et le métamère préantennulaire). Partant de ce point, le tube stomodéal s'invagine. A ce stade, il est constitué uniquement par des éléments préantennulaires. Ensuite la bouche recule jusqu'à sa position définitive : entre les métamères tritocéphalique et superlingual. Pendant cette migration, le tube stomodéal continue à s'accroître ; cette croissance se fait surtout par son extrémité apicale, à partir d'éléments préantennulaires qui prolifèrent pour donner la majeure partie de l'œsophage, le jabot et le gésier. Mais la croissance du tube stomodéal se fait également, quoique à un moindre degré, par sa base, à partir du matériel métamérique situé au niveau de la bouche à un moment donné, c'est-à-dire à partir de matériel d'abord préantennulaire, puis deutocéphalique, puis tritocéphalique. Ainsi le stomodéum définitif est-il constitué par une succession de territoires métamériques dont le plus postérieur anatomiquement (qui est aussi le plus développé) est morphologiquement le plus antérieur. Toutes ces modifications sont schématisées sur nos figures 78 et 71.

C. — La construction du système nerveux.

a. LE SYSTÈME NERVEUX CENTRAL. — Chez l'embryon, l'ébauche du système nerveux central apparaît sous forme de deux cordons longitudinaux ventraux paramédians. Les cellules constitutantes se groupent métamériquement de façon à former des ganglions qui, par la suite, se réunissent transversalement par des commissures. L'ébauche du cerveau est en continuité avec celle de la chaîne ventrale. Naturellement, ces neuromères sont au nombre de 7 : l'étude morphologique que nous avons faite le prouve si l'embryologie n'a pas su, jusqu'à présent, les mettre tous en évidence. Les neuromères gnathaux se condensent pour former la masse sous-œsophagienne. Les neuromères antérieurs, tout comme les sternites correspondants, émigrent vers le haut et l'avant, puis vers le haut et l'arrière. C'est, pour le système nerveux, la flexion endocranienne dont nous avons déjà parlé. Le cerveau est constitué, chez les Insectes inférieurs, par les deux premiers neuromères (préantennulaire et deutocérébral) réunis par leurs commissures. Le cerveau est réuni à la masse sous-œsophagienne par le collier péripharyngien ; c'est dans ce collier que se trouvent les centres nerveux des métamères parabuccaux : le tritocérébrum et le neuromère superlingual. Chez les Insectes plus évolués, le centre tritocérébral tend à se fusionner avec le deutocérébrum et les centres superlinguaux avec les centres tritocérébraux ; la commissure superlinguale tend à s'incorporer à la masse sous-œsophagienne.

Le comportement spécial de la commissure tritocérébrale est aisé à comprendre en faisant appel à des causes mécaniques actuelles. L'embryologie nous apprend, d'une part, que les commissures apparaissent après les connectifs et les ganglions et, d'autre part, que le stomodéum commence à se creuser alors que la migration des sternites en avant de la bouche est déjà commencée. La formation des commissures proto- et deutocérébrales n'est pas gênée par le stomodéum du fait de leur développement tardif (HEYMONS). Mais, lorsque les régions tritocéphaliques dépassent vers l'avant le niveau de la bouche, le tube stomodéal est suffisamment développé pour constituer un obstacle au passage de la commissure tritocérébrale, qui est déjà formée à ce moment ; elle reste alors en arrière du tube digestif, tandis que les centres nerveux correspondants montent vers le cerveau.

Les centres nerveux acronaux, que nous avons vus former essentiellement les ganglions épipharyngiens, étaient primitivement en relation directe avec les premiers centres métamériques : les préantennulaires. Mais ces centres métamériques se déplacent vers l'avant et vers le haut, tandis que l'acron tend à conserver ses rapports avec la bouche (fig. 78) et, finalement, se trouve englobé au milieu des régions sternales tritocéphaliques, elles-mêmes encadrées par les éléments avancés du métamère superlingual. Cette façon de voir est en parfait accord avec les données embryologiques : la première ébauche du labre est très antérieure (HEYMONS, 1897). Certains embryologistes ont vu l'ébauche labrale impaire (ce qui correspond à l'acron), puis paire (ce qui correspond à l'encadrement de l'acron par les métamères en question). Le labre suit la bouche dans son mouvement de recul.

L'acron voit donc défiler devant lui les neuromères antérieurs avec lesquels son système nerveux propre a dû acquérir successivement, au cours de la phylogenèse, des rapports dont certains ont disparu. Ainsi, les centres acronaux, primitivement prébucaux, ne sont plus en relation qu'avec les neuromères tritocérébral (*RGEp2*) et superlingual (*RGEp1*), qui sont précisément les neuromères encadrant la bouche définitive.

b. LE SYSTÈME NERVEUX SYMPATHIQUE des Insectes comprend des portions impaires et des portions paires. Les portions impaires sont représentées par le nerf de Leydig, qui se poursuit vers l'avant jusqu'au neuromère mandibulaire et le nerf récurrent, issu du ganglion frontal. Le nerf de Leydig est en relation avec les neuromères céphaliques postérieurs seulement ; le nerf récurrent est en relation avec les seuls neuromères antérieurs (protocérébral par le ganglion hypocérébral et les nerfs protocérébraux du corps cardiaque ; deuto-, tritocérébraux et superlingual par le ganglion frontal et ses racines). De plus, le nerf de Leydig définitif est situé dans les régions dorsales de la chaîne ventrale (position qu'il acquiert rapidement au cours de l'embryogénie), tandis que le nerf récurrent est situé sous le cerveau. Or, nous avons vu que la face ventrale du cerveau est morphologiquement dorsale, du fait de la flexion endocranienne. Dès

lors, on peut considérer ces deux nerfs sympathiques impairs comme deux portions d'une même chaîne primitive en relation avec tous les neuromères céphaliques. Les données embryologiques ne nous sont d'aucun secours à ce point de vue, le système du nerf récurrent apparaissant alors que le stomodéum est déjà bien formé, c'est-à-dire à un moment où la migration des métamères antérieurs en position préorale est en voie d'achèvement.

Les portions paires du système nerveux sympathique sont représentées, chez *Thermobia*, par les corps cardiaques et leurs nerfs, d'une part, par les nerfs sympathiques des gnathes, d'autre part. Chez *Anurida*, dont le sympathique postérieur pair, si bien étudié par DENIS (1928), est le plus

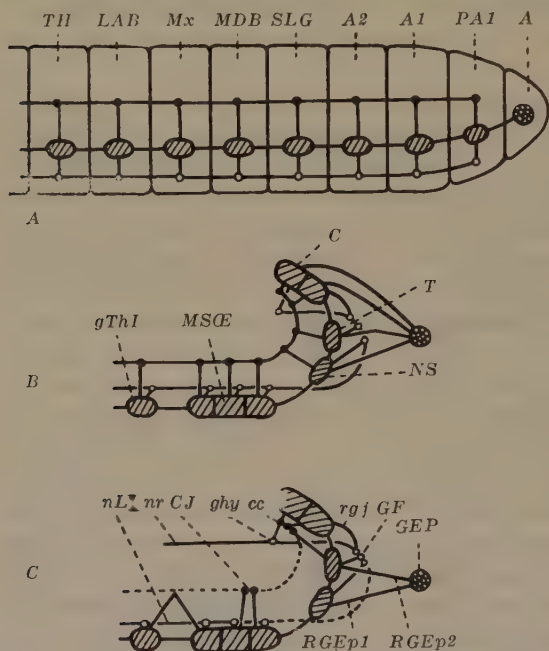


Fig. 79. — Schémas montant, en vue latérale, le passage du système nerveux d'un ancêtre hypothétique des Insectes, à allure annélide (A), au système nerveux des Insectes actuels, tel qu'on le trouve chez *Thermobia* (C). En noir pointillé de blanc : le système nerveux acronal ; en hachures : les ganglions de la chaîne latéro-ventrale (système nerveux central). Les petits cercles noirs représentent les ganglions de la chaîne latérale paire (système nerveux sympathique pair) et les petits cercles blancs ceux de la chaîne ventrale impaire (système nerveux sympathique impair en chaîne de Leydig). En C, les traits interrompus indiquent les portions disparues.

complet que l'on connaisse, les éléments sympathiques forment une chaîne latérale complexe (nerf parallèle, branche récurrente du nerf d'Hoffmann) en relation avec la plupart des neuromères céphaliques (par les nerfs protocérébral descendant, postérieur du lobe ventral, d'Hoffmann et intercalaire).

Ces données nous conduisent à penser que l'ancêtre des Insectes (et, probablement, l'ancêtre commun à tous les Arthropodes) devait posséder un système nerveux à cinq chaînes ganglionnaires longitudinales : une chaîne impaire ventrale, une chaîne paire latéro-ventrale et une chaîne paire latérale, disposées à peu près comme l'indique notre schéma de la figure 79 A. Ces diverses chaînes présentent des renflements ganglionnaires métamériquement disposés, au niveau desquels elles entrent

en rapport par des anastomoses transverses. La chaîne latéro-ventrale, la plus importante, présente des commissures entre ses ganglions pairs. En outre, elle est en relation avec le système nerveux acronal. Cette chaîne va subir la flexion endocranienne (fig. 79 B), en même temps que ses deux

premières paires de ganglions se fusionnent pour former le cerveau, tandis que les ganglions des cinquième, sixième et septième paires se fusionnent en une masse sous-œsophagienne. Le système nerveux acronal, qui reste en dehors de ce mouvement, entre en relation secondaire successivement avec les ganglions deutocérébraux, tritocérébraux et superlinguaux. Il ne conserve de relations qu'avec ces deux derniers (fig. 79 C) sous forme de racines des ganglions épipharyngiens antérieurs et postérieurs.

La chaîne impaire ventrale subit aussi la flexion endocranienne. Son ganglion antérieur subsiste souvent sous forme de ganglion hypocérébral, en relation avec le protocérébrum (par *ncr* et *npcc*) ; ses deuxième, troisième et quatrième ganglions se fusionnent en une masse unique : le ganglion frontal, qui reste en relation avec le deutocérébrum par ses racines dorsales (ou le nerf connectif) et avec les ganglions tritocérébraux et superlinguaux par ses racines ventrales. Les ganglions suivants de la chaîne impaire se fusionnent plus ou moins avec les ganglions correspondants de la chaîne ventro-latérale. La présence du stomodéum fait disparaître le nerf impair entre ses ganglions superlingual et mandibulaire. Sa partie postérieure donne le nerf de Leydig ; sa partie antérieure donne le nerf récurrent (portions précérébrale et sous-cérébrale). Du fait de l'étendue des territoires stomodéaux préantennulaires, le ganglion hypocérébral pousse ensuite vers l'arrière un prolongement plus ou moins complexe : la portion post-cérébrale du nerf récurrent et ses dérivés.

L'histoire de la chaîne sympathique latérale paire est plus complexe. Ses ganglions disparaissent ou se fusionnent, donnant des organes neurendocrines. Les nerfs latéraux disparaissent eux-mêmes chez la plupart des Insectes : on ne retrouve guère leurs traces que chez les Collembolés. Pourtant leurs connexions avec la chaîne nerveuse principale subsistent encore dans une large mesure chez *Thermobia*, et probablement chez beaucoup d'autres Insectes. Essayons de tracer la destinée de cette chaîne latérale paire chez *Thermobia*.

Les ganglions latéraux antérieurs (proto-, deuto- et tritocéphaliques) se fusionnent pour donner les corps cardiaques, qui conservent leurs relations avec les neuromères correspondants (*npcc*, *ndcc*, *ntcc*). Nous n'avons pas retrouvé le quatrième ganglion de la chaîne nerveuse latérale. Les cinquième et sixième paires de ganglions latéraux se fusionnent de chaque côté pour donner les corps jugaux (corps allates des autres Insectes) (CHAUDONNERET, 1949) et conservent leurs relations avec les ganglions correspondants du système nerveux central (nerfs 8 et 17). Ces relations tendent à disparaître chez les Insectes plus évolués, où les corps allates émigrent vers le haut et l'arrière de la tête. Ces nerfs se ramifient et donnent la deuxième innervation aux muscles mandibulaires et maxillaires. La septième paire de ganglions de la chaîne latérale a disparu. Les relations entre ces ganglions et ceux de la chaîne principale qui leur correspondent (labiaux) ont cependant subsisté : d'une part, elles se sont fusionnées avec les éléments homologues du métamère thoracique pour former les nerfs intercalaires et, d'autre part, elles ont donné les rameaux qui fournissent

la seconde innervation des muscles labiaux. Dans le reste du corps, cette chaîne sympathique latérale est représentée par les anastomoses longitudinales entre les nerfs du système central.

Ainsi, seuls la plupart des éléments ganglionnaires de la chaîne sympathique latérale paire et de leurs relations avec le système nerveux central ont subsisté, la chaîne elle-même ayant à peu près complètement disparu. Cette chaîne latérale, qui est à rapprocher de celle des Annélides tétra-neures, n'a guère subsisté dans la tête, dans ses grandes lignes, que chez les Collembolés, tout au moins dans l'état actuel de nos connaissances.

En résumé, le système nerveux des Insectes dérive de cinq chaînes ganglionnaires, dont deux fournissent le système nerveux central, deux autres le système sympathique pair et la cinquième le système sympathique impair (systèmes de Leydig et du nerf récurrent). Chacune de ces cinq chaînes nerveuses se poursuit dans le thorax et l'abdomen.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Un très grand nombre d'auteurs se sont intéressés, de façon plus ou moins complète, à la tête des Insectes. Pour abrégier la très longue liste de leurs travaux (1 200 références environ), nous ne mentionnerons pas ceux qui sont cités dans les excellents travaux de DENIS (1928), ROONWAL (1938) et PESSON (1941) dont nous donnons ci-dessous les références.

- ABSOLON. — 1903. Untersuchungen über Apterygoten (*Ann. K. K. Hofmus., Wien*, XVIII).
- ADAMS (J. A.). — 1933. The early instars of the Firebrat (*Proc. Iowa Acad. Sci.*, XL).
- 1933. Biological notes upon the Firebrat, *Thermobia domestica* (*Journ. N. Y. Ent. Soc.*, XLI).
- 1936. Further observations on the Firebrat (*Proc. Iowa Acad. Sci.*, XLIII).
- ADLER (S.) et THEODOR (O.). — 1926. The mouth parts, alimentary tract and salivary apparatus of the female in *Phlebotomus papatasi* (*Ann. Trop. Med. Parasitol.*, XX).
- AHRENS (W.). — 1930. Ueber die Körpergliederung, die Haut und die Tracheenorgane der Termitenkönigin (*Iena, Zeit. Naturwiss.*, LXIV).
- ALDRICH (J.). — 1922. A new genus of two-winged Fly with mandible-like labella (*Proc. Ent. Soc. Washington*, XXIV).
- ALTEN (H.). — 1910. Zur Phylogenie des Hymenopterengehirns (*Jen. Zeit. Naturwiss.*, XLVI).
- ALVERDES. — 1924. Die Wirkung experimenteller Angriffe, insbesondere der Blendung, auf den histologischen Bau des Insektengehirns (*Zeit. Morph. Ökol. Tiere*, II).
- ANDER. — 1939. Vergleichend-anatomische und phylogenetische Studien über die *Ensifera* (*Saltatoria*) (*Opusc. Entom. Danica*, Suppl. II).
- ANDERSON (W. H.). — 1936. A comparative study of the labium of *Coleopterous larvæ* (*Smiths. Misc. Coll.*, XCV, n° 13).
- ANDUZE (P. J.). — 1942. Sobre la morfologia de la armadura bucofaringea de algunos representantes venezolandos del subgenero *Kertessia* (*Diptera, Culicidæ*) (*Rev. Sanid. Asist. Soc., Caracas*, VII).
- ANTHON (H.). — 1943. Zum Kopfbau der primitivsten bisher bekannten Dipterenlarve : *Olbiogaster* sp. (*Rhyphidæ*) (*Ent. Medd.*, XXIII).
- 1943. Der Kopfbau der Larven einiger Nematoceren Dipterenfamilien (*Spolia Zool. Mus. Hauniensis*, III).
- 1943. Zur Kopfbau der primitivsten bisher bekannten Dipterenlarve : *Olbiogaster* sp. (*Rhyphidæ*). Ein Beitrag zur Phylogenie der Nematoceren Dipteren (*Opusc. Ent. Danica*, LXXV, 4).
- APPLEGARTH (A. G.). — 1939. The larva of *Apterobittacus apterus* (*Mecoptera*) (*Microentomology*, IV, 4).
- BADONNEL (A.). — 1931. Sur les pièces buccales de *Scoliopsyllopsis Latreillei* (*Bull. Soc. Zool. France*, LVI).
- 1933. Sur l'anatomie de *Stenopsocus stigmaticus* (note préliminaire) (*Bull. Soc. Ent. Fr.*, XXXVIII, 3).
- 1936. Sur l'hypopharynx des Psoques (*Bull. Soc. Zool. Fr.*, LXI).
- BAILLON (P.-C. de). — 1920. Contribution anatomique et physiologique à l'étude de

- la reproduction chez les Locustiens et les Gryllidiens. I : la ponte et l'éclosion chez les Locustiens (*La cellule*, XXXI).
- BAKER (A. C.). — 1915. The wooly apple Aphis (*U. S. Dept. Agric., Rep.* 101).
- BAPTIST (B. A.). — 1941. The morphology and physiology of the salivary glands of *Hemiptera Homoptera* (*Quart. Journ. Micr. Sci.*, LXXXII).
- BAER (K. E. von). — 1928. Ueber Entwicklungsgeschichtliche der Tiere. Beobachtungen und Relexionen (Königsberg).
- BASCH (S.). — 1865. Skelett und Muskeln des Kopfes von *Termes* (*Zeit. Wiss. Zool.*, XV).
- BATELLI (A.). — 1879. Contribuzione all'anatomia ed alla fisiologia della Larva dell' *Eristalis tenax* (*Bull. Ent. Soc. It.*).
- BAUER (V.). — 1904. Zur inneren Metamorphose des Zentralnervensystems der Insekten (*Zool. Jahrb. Anat.*, XX).
- 1910. Muskulatur von *Dysticus marginalis* (*Zeit. Wiss. Zool.*, XV).
- BECKER (E.). — 1882. Zur Kenntnis der Mundtheile der Dipteren (Wien).
- 1910. Zur Kenntnis der Mundtheile und des Kopfes der Dipterenlarven (*Zool. Jahrb. Anat.*, XXIX).
- BEIER. — 1927. Vergleichende Untersuchungen über das Zentralnervensystem der Coleopterenlarven (*Zeit. Wiss. Zool.*, CXXX).
- 1933-1934. *Blattodea, Dermaptera, Phasmodea, Saltatoria* (in *Biol. d. Tiere Deutschlands*, lief. 36 et 37).
- BEIER et JANS. — 1933. *Mantodea* (in *Biol. d. Tiere Deutschlands*, lief. 36).
- BELIENCI. — 1882. Intorno alla struttura e alle conessioni dei lobi olfattori negli Artropodi superiori e nei Vertebrati (*Atti R. Acad. Lincei, Rendic.*, XIII).
- 1883. Sur la structure et les rapports des lobes olfactifs dans les Arthropodes supérieurs et les Vertébrés (*Arch. Ital. Biol.*, III).
- BERGER. — 1878. Untersuchungen über den Bau des Gehirns und der Retina der Arthropoden (*Arb. Zoll. Inst. Wien. Univ.*, I).
- BERGROTH. — 1890. Note on *Lepisma domestica* (*Entom. Amer.*, VI).
- 1894. Note on *Thermobia furnorum* (*Entom. Monthly Mag.*, XXX).
- BERKELEY (A. A.). — 1928. Musculature of *Pandalus Danæ* (*Trans. R. Canad. Inst.*, XVI).
- BERLESE (A.). — 1908. Osservazioni intorno agli *Acerentomidi* (*Redia*, V).
- BERTKAU (P.). — 1882. Ueber die Speicheldrüsen der Psociden (*Verh. Nat. Ver. Bonn.* XXXIX).
- BETHE (A.). — Vergleichenden Untersuchungen über das Zentralnervensystem der Arthropoden (*Pflügers Arch. Bonn*, LXVIII).
- BETTS (A. D.). — 1923. Practical Bee anatomy (The Apis Club).
- BICKLEY (W. E.). — 1942. On the stomodeal Nervous System of Insects (*Ann. Ent. Soc. Amer.*, XXXV).
- BIERBROT (E.). — 1942. Der Larvenkopf von *Panorpa communis* (*Zool. Jahrb., Anat.*, LXVIII).
- BLACKMAN (W. M.). — 1912. On a supernumerary ocellus in *Melanopus femur-rubum* (*Psyche*, XIX).
- BLEDOWSKI (R.) et KRAINSKA (M. K.). — 1926. Die Entwicklung von *Branchus femoralis* (*Hymenopt. Ichneumon.*) (*Bibl. Univ. Liberæ Polonæ*, XVI).
- BLUNCK (H.). — 1916. Das Leben des Gelbbrands (*Dysticus marginalis*) (*Zool. Anz.*, XLVI).
- BODENSTEIN (D.). — 1945. *The Corpora allata* of Mosquitoes (*Rep. Connecticut State Ent.*, New Haven, XLIV).
- BÖLITZ (E.). — 1933. Beiträge zur Anatomie und Histologie der Collembolen (*Zool. Jahrb. Anat.*, LVII).
- BOISSON (C.). — 1947. Anatomie du système glandulaire céphalique chez *Bacillus Rossii* (*C. R. Acad. Sci. Paris*, CCXXIV).
- BÖRNER (C.). — 1910. Die phylogenetische Bedeutung der *Protura* (*Biol. Centralbl.*, XXX).

- BORDAS. — 1900. Contribution à l'étude du système nerveux sympathique sous-intestinal et stomatogastrique des Orthoptères (*Bull. Biol. France-Belg.*, XXXIII).
- 1909. Les glandes céphaliques des Larves de Lépidoptères (*C. R. Congrès Soc. Savantes*, 1909, *Sciences*).
- 1912. Morphologie externe et appareil digestif de la Chenille de *Phthorimæa operculata*, parasite de la Pomme de terre (*C. R. Acad. Sci. Paris*, CLIV).
- BORGHESE (E.). — 1946. *I corpora allata* del Baco da seta (*Boll. Soc. Ital. Biol.*, XXI).
- BOVING (A. G.). — 1910. Natural history of the larvæ of *Donaciinæ* (*Internat. Revue Ges. Hydrobiol. und Hydrograph.*).
- BOVING (A. G.) et CRAIGHEAD (F. C.). — 1931. An illustrated synopsis on the principal larval forms of the orders *Coleoptera* (*Brooklyn Ent. Soc.*).
- BOWSON (C.). — 1947. Anatomie du système glandulaire céphalique chez *Bacillus Rossii* (*C. R. Acad. Sci. Paris*, CCXXIV).
- BOYER. — 1915. La mue chez un Thysanoure du genre *Machilis* (*Bull. Soc. Hist. Toulouse*, XLVI).
- BRADLEY (J. C.). — 1931. A laboratory guide to the study of the winged Insects (Ithaca, N. Y.).
- BRANCHE (H. E.). — 1922. A contribution to the Knowledge of the internal anatomy of *Trichoptera* (*Ann. Ent. Soc. Amer.*, XV).
- BRANDT (E.). — 1876. Anatomical and morphological researches on the nervous system of *Hymenoptera* Insects (*Ann. and Mag. of Nat. Hist.*, IV, 18).
- 1878. Vergleichend-anatomische Untersuchungen über das Nervensystem der Hemipteren (*Horæ Soc. Ent. Ross.*, XIV).
- 1879. Vergleichend-anatomische Skizze des Nervensystems der Insekten (*Horæ Soc. Ent. Ross.*, XV).
- BRANDT (I. F.). — 1831. Beobachtungen über die Systeme der Eingeweidernerven der Insekten (*Isis*).
- 1879. Vergleichend-anatomische Untersuchungen über das Nervensystem der Hymenopteren, Coleopteren und Dipteren (*Horæ Soc. Ent. Ross.*, XV).
- BRASS (A.). — 1883. Das Ovarium und die ersten Entwicklungsstadien bei viviparen Aphiden (*Zeit. f. Naturwiss.*, LV).
- BRAUER (A.). — 1869. Betracht über die Verwandlung der Insekten im Sinne der Descendenz Theorie (*Verr. K. K. Zool. Bot. Gesell. Wien*, XIX).
- BRAUER (A.). — 1946. Cephalogenesis in relation to the integration center of the Beetle *Callosobruchus maculatus* (*Jour. Morph. Philadelphie*, LXXVIII).
- BRETSCHNEIDER (F.). — 1913. Ueber die Gehirne des Goldkäfers und des Lederlauskäfers (*Zool. Anz.*, XLIII).
- 1913. Ueber das Gehirn und das Gedächtnis der Küchenschabe (*Naturw. Wochenschr.*, N. F., XII).
- BRETSCHNEIDER (F.). — 1918. Vergleichende Untersuchungen an Gehirnen als Beitrag zur Phylogenie der Arthropoden (*Naturw. Wochenschr.*, N. F., XXXIII).
- 1921. Ueber das Gehirn des Wolfsmilchschwärmes (*Deilephila Euphorbiæ*) (*Jen. Zeit. Naturwiss.*, LVII).
- 1924. Ueber die Gehirne des Eichenspinners und des Seidenspinners (*Lasio-campa quercus* und *Bombyx mori*) (*Jen. Zeit. Naturwiss.*, LX).
- BRITTAIN (W. H.). — 1922. The morphology and synonymy of *Psylla mali* (*Proc. Ent. Soc. N. Brusw.*).
- BROCHER (F.). — 1916. La Nèpe cendrée (*Arch. Zool. Exp. Gén.*, LV).
- 1916. Nouvelles observations biologiques sur les Dysticides (*Arch. Zool. Exp. Gén.*, LVI).
- BRULLE. — 1884. Recherches sur les transformations des appendices chez les Articulés (*Ann. Sci. Nat.*, III, 2).
- BRUN. — 1923. Vergleichende Untersuchungen über Insektengehirne, mit besonderer Berücksichtigung der Pilzhutförmigen Körper (*Schweitz. Arch. Neurol. Psych.*, XIII).

- BRUN. — 1926. Zur vergleichende Anatomie des Insektengehirns (*Verh. III Internat. Ent. Kongr. Weimar*, 2).
- 1932. Zur Frage der sogenannten Ocellarglomeruli und der efferenten Verbindungen der Pilzhutförmigen Körper des Insektengehirns, speziell bei den sozialen Hymenopteren (*Zool. Anz.*, XCVII).
- BRUNTZ. — 1904. Les reins labiaux des Thysanoures. Anatomie et physiologie (*Arch. Zool. Exp. Gén.*, II).
- 1908. Sur l'existence des glandes céphaliques chez *Machilis maritima* (*C. R. Acad. Sci. Paris*, CXLV).
- BUGNION (E.). — 1911. Les pièces buccales et le pharynx d'un Staphylin de Ceylan (*Rev. Suisse de Zool.*, XIX).
- 1920. Les parties buccales de la Blatte (*Ann. Sci. Nat.*, X).
- 1924. L'Ecophyllie de Ceylan (*Bull. Soc. Zool. Fr.*, XLIX).
- 1924. Le sac infrabuccal et le pharynx des Fourmis (*C. R. Soc. Biol. Paris*).
- 1925. La voie buccopharyngée chez la Scolie, l'Abeille maçonne et la Xylocope violette (*Bull. Soc. Zool. Fr.*, XLIX).
- 1925. La structure de la langue chez le Frelon (*Riviera scientifique*).
- Notes relatives à la terminologie des organes buccaux chez les Insectes (*Bull. Soc. Zool. Fr.*, L).
- 1925. Nouvelles études sur les organes buccaux de la Scolie (*Bull. Soc. R. Ent. Égypte*, III).
- 1927. Les pièces buccales, le sac infrabuccal et le pharynx des Fourmis (*Folia myrmecologica et termitologica*).
- 1929. Les organes bucco-pharyngés de deux Sphégiens (*Bull. Soc. Ent. Suisse*, XIV).
- 1929. Le Ver luisant provençal et la Luciole niçoise (*Mém. Assoc. Nat. Nice et Alpes-Maritimes*).
- 1930. Les pièces buccales, le sac infrabuccal et le pharynx des Fourmis (*Bull. Soc. R. Ent. Égypte*, XIV).
- 1930. Les organes buccaux de la Nébrie (*Nebria complanata*) avec description de l'arc pharyngé de cet Insecte (*Bull. et Ann. Soc. Ent. Belg.*).
- BUGNION (E.) et POPOFF (N.). — 1908. Le système nerveux et les organes sensoriels du Fulgore tacheté des Indes et de Ceylan (*Fulgora maculata*) (*Journ. Psych. Neurol.*, XIII).
- BURGESS (E.). — 1877. On the structure of the head of *Atropos* (*Psyche*, II).
- 1880. Contributions to the anatomy of the milk-weed Butterfly *Danais archippus* (*Anniversary Memoirs Boston Soc. Nat. Hist.*).
- 1883. The structure of the mouth in the larva of *Dysticus* (*Proc. Boston Soc. Nat. Hist.*, XXI).
- BURRT (T.). — 1937. On the *corpora allata* of Dipterous Insects (*Proc. R. Soc. London*, B, CXXIV).
- 1938. Id. (*Ibid.*, CXXVI).
- BUTT (F. M.). — 1943. Comparative study of the mouth parts of representative Hemiptera Homoptera (*Mem. Cornell Agric. Exp. Stat. Ithaca*, CCLIV).
- BUYSSON (R. du). — 1903. Monographie des Guêpes (*Ann. Soc. Ent. Fr.*).
- CAJAL. — 1918. Observaciones sobre la estructura de los ocellos y vias nerviosas ocellares de algunos Insectos (*Trab. Lab. Investig. Biol. Univ. Madrid*, XVI).
- CAJAL et SANCHEZ. — 1915. Contribucion al conocimiento de los centros nerviosos de los Insectos (*Trab. Lab. Investig. Biol. Univ. Madrid*, XIII).
- 1921. Sobre la estructura de los centros opticos de los Insectos (*Rec. Chilena Hist. Nat.*, XXV).
- CALMANN (W. T.). — 1936. Origin of Insects (*Proc. Linn. Soc. London*, CXLVIII, 4).
- CARPENTER (G. H.). — 1906. Notes on the segmentation and phylogeny of the Arthropoda, with an account of the maxillæ in *Polyxenus lagurus* (*Quart. Journ. Micr. Sci.*, XLIX).
- CATRINICI (C.). 1943. Studiu morfologic, si biologic a supra Curculionidului *Tany-mecus dilaticollis* (*Anal. Acad. Române, Bucarest*, III, 18).

- CATTIE (J. T.). — 1881. Beiträge zur Kenntnis der Chorda supraspinalis der *Lepidoptera* und des zentralen, peripherischen und sympathischen Nervensystems des Raupen (Zeit. Wiss. Zool., XXXV).
- CAZAL (P.). — 1946. Corps paracardiaques et corps allates chez les *Japygidæ* (Bull. Biol. France-Belg., LXXX).
- 1946. L'organe décrit par Nabert dans le Collemboule *Tomocerus* n'est pas un *corpus allatum*. Ses rapports avec l'organe frontal médian des Crustacés et des Lépidismes (Bull. Biol. France-Belg., LXXX).
- 1947. Recherches sur les glandes endocrines rétro-cérébrales des Insectes (Arch. Zool. Exp. et Gén., LXXXV N. et R.).
- 1948. Les glandes endocrines rétro-cérébrales des Insectes (Bull. Biol. France-Belg., Suppl. XXXII).
- CAZAL (P.) et GUERRIER (Y.). — 1946. Recherches sur les glandes endocrines rétro-cérébroïdiennes des Insectes (Arch. Zool. Exp. Gén., LXXXIV).
- CHAMBERLIN (W. J.). — 1946. Entomological nomenclature and literature (Michigan Ann. Arbor, Edwards Brothers, Inc.).
- CHAUDONNERET (J.). — 1946. Sur la présence d'une glande neurendocrine dans la maxille de *Thermobia domestica* (C. R. Acad. Sci. Paris, CCXXXIII).
- 1947. Le labium des Thysanoures (C. R. Acad. Sci. Paris, CCXXXIV).
- 1948. Le labium des Thysanoures (Ann. Sci. Nat. Zool., XI, 10).
- 1949. A propos du corps jugal des Thysanoures (Bull. Soc. Zool. Fr., LXXIV, 3).
- CHINA (W. E.). — 1931. Morphological parallelism in the structure of the labium in the Hemipterous genera *Coptosomoides* and *Bozius*, in connection with mycetophagous habits (Ann. and Mag. Nat. Hist., X, 7).
- CHOŁODKOWSKI (N. A.). — 1904. Zur Morphologie der Pediculiden (Zool. Anz., XXVII).
- CHRISTENSEN (P. J. H.). — 1937. Zur Histologie und Embryologie der überwinterten Eier von *Orgyia antiqua* (Zool. Jahrb. Anat., LXII).
- 1943. Embryologische und Zytologische Studien über die erste und frühe Entwicklung bei *Orgyia antiqua* (Vidensk. Medd. Dansk. Natur. Foren., CVI).
- CHRISTOPHERS (S. R.), SHORTT (H. E.) et BARRAUD (P. J.). — 1926. The anatomy of the Sand-fly *Phlebotomus argentipes*. I. The head and the mouth parts of the imago (Ind. Med. Res. Mem., IV).
- CLAY (T.). — 1947. Mallophaga miscellany ; n° 3 : The trabecula (Ann. and Mag. Nat. Hist. London, XI, 13).
- COLTON (H. S.). — 1944. The anatomy of the ♀ american lac Insect *Tachardiella larrea* (Bull. Mus. N. Arizona, XXI).
- COMSTOCK (J. H.). — 1924. An introduction to Entomology (Ithaca).
- CONSTANTINEANU (M.-J.). — 1930. Die Aufbau der Sehorgane bei den im Süßwasser lebenden Dipterenlarven und bei Puppen und Imagines von *Culex* (Zool. Jahrb., Anat., LII).
- COOK (E. F.). — 1943. The heads of some *Coleoptera* (Microentomology, VIII, 1).
- 1944. The morphology and musculature of the labrum and clypeus of Insects (Microentomology, IX, 1).
- 1944. The morphology of the larval heads of certain *Culicidæ* (Microentomology, IX).
- 1944. On the morphology of the larval head of a species of *Chironomus* (Microentomology, IX, II).
- CORNWALL (J. W.). — 1915. *Lepisma saccharina*, its life history and anatomy and its Gregarine parasites (Ind. Journ. Medic. Res., III, 1).
- 1923. On the structure of the salivary pump in certain bloodsucking and other Insects (Ind. Journ. Medic. Res., X).
- CRAGG (F. W.). — 1912. Studies on the mouth parts and sucking apparatus in the blood-sucking Diptera (Scient. Mem. Med. and Sanit. Dept. Gov. India, N. S. LIV).
- CRAMPTON (G. C.). — 1912. The sclerites of the head and mouth parts of certain immature and adult Insects (Ann. Ent. Soc. Amer., XIV).

- CRAMPTON (G. C.). — 1916. The orders and relationships of *Apterygota* Insects (*Journ. N. Y. Ent. Soc.*, XXIV).
- 1916. The lines of descent of the lower Pterygotan Insects (*Ent. News*).
- 1917. A phylogenetic study of the larval and adult head in *Neuroptera*, *Mecoptera*, *Diptera* and *Trichoptera* (*Ann. Ent. Soc. Amer.*, X).
- 1919. The evolution of Arthropods and their relatives with special reference to Insects (*Amer. Nat.*, LIII).
- 1921. Phylogenetic origin of the mandibles of Insects and their relatives (*Journ. N. Y. Ent. Soc.*, XXIX).
- 1922. Comparison of the first maxillæ of *Apterygota* Insects and *Crustacea* in the standpoint of Phylogeny (*Proc. Ent. Soc. Washington*, XXIV).
- 1922. The derivation of certain types of head capsule in Insects from Crustacean prototypes (*Proc. Ent. Soc. Washington*, XXIV).
- 1923. A phylogenetic comparison of the maxillulæ throughout the orders of Insects (*Journ. N. Y. Ent. Soc.*, XXXI).
- 1923. Comparison of the labium in certain holometabolous Insects from the standpoint of Phylogeny (*Proc. Ent. Soc. Washington*, XXV).
- 1925. External anatomy of the Roach: *Periplaneta americana* (*Psyche*, XXXII).
- 1925. A phylogenetic study of the labium of Holometabolous Insects, with particular reference to the *Diptera* (*Proc. Ent. Soc. Washington*, XXVII).
- 1928. The evolution of Insects, Chilopods, Diplopods, Crustacea and other Arthropods, indicated by a study of the head capsule (*Canad. Ent.*, XL).
- 1928. The *eulabium*, *mentum*, *submentum* and gular region of Insects (*Journ. Ent. and Zool.*, XXI).
- 1932. The probable occurrence in *Machilis heteropus* of a structure homologous with the second antenna (*Entom. News*, XLIII).
- CUCCATI (J.). — 1888. Ueber die Organisation des Gehirns der *Somomya erythrocephala* (*Zeit. Wiss. Zool.*, XLVI).
- DALLAS (E.-D.). — 1939. Monografía de *Calosoma argentinense* (*Physis*, Buenos Aires, XVII).
- DAS (G. M.). — 1938. The musculature of the mouth parts of Insect larvæ (*Quart. Journ. Micr. Sci.*, LXXX).
- DAVIDSON (J.). — 1913. The structure and biology of *Schizoneura lanigera* (*Quart. Journ. Micr. Sci.*, LVIII).
- DAVIS (A. C.). — 1927. Studies on the anatomy and physiology of *Stenopelmatus fuscus* (*Univ. Calif. Pub. in Ent.*, IV).
- DAY (M. F.). — 1940. Neurosecretory cells in the ganglia of *Lepidoptera* (*Nature*, CXLV).
- DEGENER (P.). — 1926. Nervensystem (*in* SCHRÖDER, *Handb. d. Entom.*).
- DEMOLL. — 1908. Die Mundteile der Solitären Apiden (*Zeit. wiss. Zool.*, XCI).
- 1909. Die Mundteile der Wespen, Tenthrediniden und Uroceriden (*Ibid.*, XCII).
- 1917. Die Sinnesorgane der Arthropoden, ihr Bau und ihre Funktion (*Braunschweig*).
- DEMOLL et SCHEURING. — 1912. Die Bedeutung der Ocellen der Insekten (*Zool. Jahrg. Physiol.*, XXXI).
- DENIS (J. R.). — 1928. Sur l'anatomie de la tête de quelques Collemboles (*Arch. Zool. Exp. Gén.*, LXVIII).
- 1949. Aptérygotes (*in* P.-P. GRASSE, *Traité de Zoologie*, IX).
- DENELL (R.). — 1942. The structure and function of the mouth parts, rostrum and foregut of the weevil *Calandra granaria* (*Phil. Trans. London*, B. CCXXXI).
- DIETL (M. J.). — 1876. Die Organisation des Arthropodengehirns (*Zeit. Wiss. Zool.*, XXVII).
- DIMMOCK (G.). — 1881. The anatomy of mouth parts and of sucking apparatus of some *Diptera* (Boston).
- DORSEY (C. K.). — 1943. The musculature of the labrum, labium and pharyngeal region of adult and immature *Coleoptera* (*Smiths. misc. Coll.*, CIII, 7).

- DRENKELFORT (H.). — 1910. Biologie und Anatomie von *Silphurus lacustris* (Zool. Jahrb. Anat., XXIX).
- DUJARDIN. — 1850. Mémoires sur le système nerveux des Insectes (Ann. Sci. Nat., Zool., 3, XIV).
- DUPORTE (E. M.). — 1920. Muscular system of *Gryllus assimilis* (Ann. Ent. Soc. Amer., XII).
- 1946. Observations on the morphology of the face in Insects (Journ. Morph., LXXIX).
- EHNBOM (K.). — 1948. Studies on the central and sympathetic nervous system and some sense organs in the head of Neuropteroïd Insects (Opusc. Entom. Danica, Suppl. VIII).
- EL TRINGHAM. — 1929. On a new sense organ in certain *Lepidoptera* (Trans. Entom. Soc. London, LXXVII).
- ENDERLEIN (G.). — 1905. Morphologie, Systematik und Biologie der Atropiden und Troctiden (Res. Swed. Zool. Exp. Egypt and White Nile, 1901).
- 1905. Ueber die Morphologie, Klassifikation und systematische Stellung der Anopluren... (Zool. Anz., XXVIII).
- 1905. Zur Morphologie des Läusekopfes (Ibid.).
- EVANS (J. W.). — 1942. Further notes on the morphology of Insect head (Trans. Roy. Soc. South Australia, LXVI).
- 1942. The morphology of *Nannochorista maculipennis* (Mecoptera) (Ibid.).
- EWING (H. E.). — 1942. The origin and classification of the *Apterygota* (Proc. Ent. Soc. Washington, XLIV, 5).
- FAHLANDER (K.). — 1938. Beiträge zur Anatomie und Systematischen Einteilung der Chilopoden (Zool. Bidr. Uppsala, XVII).
- 1939. Die Segmentalorgane der *Diplopoda*, *Symphyla* und *Insecta Apterygota* (Ibid., XVIII).
- FARNSWORTH (M. W.). — 1947. The morphology and musculature of the larval head of *Anopheles quadrimaculatus* (Ann. Ent. Soc. Amer., XL).
- FERRIS (G. F.). — 1931. The louse of elephants, *Haematomyzus elephantis* (Parasitology, XXIII).
- 1940. The morphology of *Plega signata* (Neuroptera : Mantispidae) (Micro-entomology, V, 2).
- 1942. Some observations on the head of Insects (Ibid., VII, 2).
- 1943. The basic materials of the Insect cranium (Ibid., VIII, 1).
- 1947. The contradictions of the Insect head (Ibid., XII).
- FERRIS (G. F.) et REES (B. E.). — 1939. The morphology of *Panorpa nuptialis* (Ibid., IV, 3).
- FISH (W. D.). — 1947. Embryology of *Lucilia sericata* (Ann. Ent. Soc. Amer., XL).
- FLÖGEL (J. H. L.). — 1878. Ueber den einheitlichen Bau des Gehirns in den verschiedenen Insektenordnungen (Zeit. wiss. Zool., Suppl. Bd., XXX).
- 1905. Monographie der Johannisbergen Blattlaus, *Aphis ribes* (Zeit. Wiss. Insektenbiol., I).
- FLORENCE (L.). — 1921. The Hoglouse *Hæmatopinus suis* : its biology, anatomy and histology (Cornell. Univ. Agric. Exp. Sta. Mem., LI).
- FRANZ (E.). — 1943. Ueber die Mundwerkzeuge des Sandlaufkäfers (*Cicindela*) und seiner Larve (Natur un Volk).
- FREW (J. G. H.). — 1923. On the morpholy of the head capsule and mouth parts of *Chlorops tæniopus* (Diptera) (Journ. Linn. Soc. London. Zool., XXXV).
- GASPARINI (F.). — 1939. Notes on the embryological development of *Eristalis tenax* (Wassmann Collector, San Francisco, III).
- GAYDEN (J. H.). — 1939. Studies in the embryology of *Cyclas formicarius* (Proc. Louisiana Acad. Sci. Baton rouge, V).
- GIBBINS (E. G.). — 1938. The mouth parts of the ♀ in *Simulium damnosum* (Ann. Trop. Med. Parasitol., XXXII).

- GOLDSCHMIDT (R. B.). — 1945. Evolution of the mouth parts in *Diptera*. A counter critique (*Pan Pacific Entom.*, XXI).
- GOUIN (F.). — 1946. Morphologie de l'appareil rostral de *Stomoxys calcitrans* (C. R. Acad. Sci. Paris, CCXXIII).
- 1946. Morphologie de l'appareil buccal d'un Diptère Syrphide (*Eristalomya* sp.) (*Ibid.*).
- 1948. Recherches sur la morphologie de l'appareil buccal des Diptères (*Thèse Strasbourg*).
- GRABENHORST. — 1930. Die mit der Ausbildung des Frontalanges Zusammenhängenden postembryonalen Entwicklungsvorgänge im *Lobus opticus* einiger Ephemerenmännchen (*Zeit. Morph. Ökol. Tiere*, XVIII).
- GRABER (V.). — 1872. Anatomisch-physiologische Studien über *Phthirus inguinalis* (*Zeit. wiss. Zool.*, XXII).
- GRAHAM-SMITH (G. S.). — 1930. Further observations on the anatomy and function of the proboscis of the blow-fly *Calliphora erythrocephala* (*Parasitol.*, XXII).
- GRAICHEN (E.). — 1936. Das Centralnervensystem von *Nepa cinerea* mit Einschluss des sympathischen Nervensystems (*Zool. Jahrb. Anat.*, LXI).
- GRASSI (B.). — 1886. I progenitori degli Insetti e dei Miriapodi. Memoria I. Morphologia delle Scolopendrelle [*Mem. R. Accad. Sci., Torino*, (2) XXVII].
- 1888. *Ibid.* Mem. 7 (*Atti Acc. Lincei*).
- GRENIER (P.). — 1947. Cerveau et glandes endocrines rétrocérébrales chez la larve de *Simulium ornatum* (C. R. Acad. Sci. Paris, CCXXV).
- GROSS. — 1930. *Odonata* (in *Biol. d. Tiere Deutschl.*, lief 30).
- GUIMARAES (J. de A.). — Breves noções sobre anatomia e fisiologia dos Insectos (*Agro-nomia*, Rio de Janeiro, V).
- HAASE (E.). — 1889. Die Zusammensetzung des Körpers der Schaben (*Blattidæ*) (*Sitz. Ges. Nat. Fr. Berlin*).
- HAFIZ (H. A.). — 1935. The embryological development of *Cheyletus eruditus* (a mite) (*Proc. Roy. Soc. London*, B. CXVII).
- HALDEMAN (S. S.) et LEIDY (J.). 1848. — History, transformation and internal anatomy of *Corydalis cornuta* (*Journ. Am. Acad. Arts, Sci.*, Boston-Cambridge).
- HALLER (B.). — 1910. Ueber das Bauchmark (*Jena. Zeit. Naturwiss.*, XLVI).
- HAMILTON (M. A.). — 1931. The morphology of the water-Scorpion, *Nepa cinerea* (*Proc. Zool. Soc. London*).
- HAMMAR. — 1908. On the nervous system of the larva of *Corydalis cornuta* (*Ann. Ent. Soc. Amer.*, I).
- HANDLIRSCH (A.). — 1903. Zur Phylogenie der Hexapoden, vorläufige Mitteilung (*Sitz. K. Akad. Wiss. Wien; math. Nat. Kl.*, CXII).
- 1904. Zur Systematik der Hexapoden (*Zool. Anz.*, XXVII).
- 1906-1908. Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen (*Handb. f. Paläontol.*, Leipzig).
- HANDSCHIN (E.). — 1926. *Collembola* (in *Biol. d. Tiere Deutschl.*, lief 20).
- 1929. Urinsekten oder *Apterygota* (in *Dahl: die Tierwelt Deutschl.*, XVI).
- HANSEN (H. J.). — 1903. The mouth parts of *Glossina* and *Stomoxys* (in E. E. Austen: *a monograph of Tsetseflies*, London).
- 1921-1930. Studies on *Arthropoda*, I, II, III (Copenhagen).
- HANSTRØM (B.). — 1925. Comparison between the brain of the caterpillar and the imago in *Pieris brassicae* (*Entom. Tidskr.*, XLVI).
- 1926. Eine genetische Studie über die Augen und Sehzentren von Turbellarien, Anneliden und Arthropoden [*K. Svensk. Vetensk. Akad. Handl.*, (3) IV].
- 1926. Untersuchungen über die relative Grösse der Gehirnzentren Verschiedener Arthropoden (*Zeit. Mikr. Anat. Forsch.*, VII).
- 1927. Das Gehirn und die Sinnesorgane der Aphanipteren (*Ent. Tidskr.*, XLVIII).
- 1928. Die Beziehungen zwischen dem Gehirn der Polychætes und dem der Arthropoden (*Zeit. Morph. Ökol. Tiere*, XI).

- HANSTRÆM. — 1930. Ueber das Gehirn von *Thermopsis nevadensis* und *Phyllium pulchri-folium* nebst Beiträgen zur Phylogenie der *Corpora pedunculata* der Arthropoden (*Ibid.*, XIX).
- 1936. Ein Eigenartiges Rhynchoten Gehirn (*Opusc. Entom. Dan.*, I).
- 1937. Inkretorische Organe und Hormon funktionen bei den Wirbellosen (*Ergebn. Biol.*, XIV).
- 1939. Hormones in Invertebrates (*Oxford Univ. Press*, Oxford).
- 1940. Inkretorische organe, Sinnesorgane und Nervensystem des Kopfes einiger niederer Insekten ordnungen (*Kungl. Svensk. Vetensk. Akad. Handl.*, XVIII).
- 1942. Die *Corpora cardiaca* und *Corpora allata* der Insekten (*Biologia generalis*, XV).
- 1943. Ergänzende Beobachtungen über das *Corpus cardiacum* und das Stirnauge der Machiliden und das Gehirn der Campodeiden (*Kungl. Fys. Sällsk. Lund Förh.*, XIII).
- 1943. *Lobus dorsomedialis* von *Lygæus equestris* (*Lund Univ. Arsskr.*, XXXVIII, 8).
- HARRISON (L.). — 1914. A preliminary account of the structure of the mouth parts in the body-louse (*Proc. Cambridge Phil. Soc.*, XIII).
- HATSCHEK (B.). — 1891. Lehrbuch der Zoologie (Jena).
- 1877. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Lepidopteren (*Jena. Zeitschr.*, XI).
- HAYES (W. P.). — 1929. Morphology, taxonomy and biology of larval *Scarabæoidea* (*Illinois Biol. Monogr.*, XII, 2).
- HEEGAARD (P.). — 1945. Remarks on the phylogeny of Arthropods (*Ark. Zool.*, XXXVII, A, 3).
- 1947. Contribution to the phylogeny of Arthropods (*Spolia Zool. Mus. Haun.*, VIII).
- HEINER (H.). — 1914. Zur Biologie und Anatomie von *Cloeon dipterum*, *Bætis binoculatus* und *Habrophlebia fusca* (*Jena. Zeit.*, LIII).
- HELSON. — 1935. The bionomics and anatomy of *Stenoperla prasina* (*Trans. Proc. R. Soc. New-Zealand*, LXIV).
- HENRISKEN (K. L.). — 1932. The manner of moulting in *Arthropoda* (*Notulæ entomol.*, XI).
- HENRY (L. M.). — 1947. The nervous system and the segmentation of the head in the *Annulata* (*Microentomol.*, XII).
- HEWITT (C. G.). — 1914. The house fly (Cambridge).
- HEYMONS (R.). — 1896. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Insekten Apterygoten (*Sitz. Bericht. Akad. Wiss. Berlin*, LI).
- HILTON. — 1914. The nervous system of *Neanura gigantea* (*Journ. Ent. Zool. Claremont*, VI).
- 1936. Nervous system and sense organs in *Collembola* (*Journ. Ent. Zool. Pomona Coll.*, Claremont, XXVIII).
- HILZHEIMER. — 1904. Studien über den Hypopharynx der Hymenopteren (*Jena Zeit.*, XXXIX).
- HGDGE (C.). — 1943. The internal anatomy of *Leptysma marginicollis* and *Opshomala vitreipennis* (*Orthopt.*, *Acrididae*) (*Journ. Morph.*, LXXII).
- HOFFMAN (R. W.). — 1908. Ueber die Morphologie und Funktion der Kauwerkzeuge und über das Kopfnervensystem von *Tomocerus plumbeus* (*Zeit. wiss. Zool.*, XCIX).
- HOKE (G.). — 1924. The anatomy of the head and mouth parts of the *Plecoptera* (*Journ. Morphol.*, XXXVIII).
- HOLLIS (W. A.). — 1872. The homologue of a mandibular palp in certain Insects (*Journ. Anat. Phys.*, VI).
- HOLMGREN (N.). — 1896. Zur Kenntnis der Hautnervensystems der Arthropoden (*Anat. Anz.*, XII).
- 1907. Monographische Bearbeitung einer schalentragende Mycetophilidenlarve (*Zeit. Wiss. Zool.*, LXXXVIII).
- Hsu (Y. C.). — 1932. Some new morphological findings in *Ephemeroptera* (*V^e Congr. internat. Entomol.*).

- HUDSON (G. B.). 1934. A study of the tentorium in Some *Orthopteroid Hexapoda* (*Journ. Ent. Soc. Sthrn. Afr.*, Pretoria, VIII).
- 1947. Studies in the comparative anatomy and systematic importance of Hexapod tentorium (*Ibid.*, IX).
- HUXLEY (T. H.). — 1878. A manual of the Anatomy of Invertebrate animals (New-York).
- IMHOF (O. E.). — 1881. Beiträge zur Anatomie der *Perla maxima* (*Inaug. Dissert.*, Aarau).
- IMMS (A. D.). — 1907. On the larval and pupal stages of *Anopheles maculipennis* (*Journ. Hygiene*, VII).
- 1908. *Ibid.* (*Parasitology*, I).
- 1936. The Ancestry of Insects [*Trans. Soc. Brit. Ent.* (3), CXXXIX].
- 1940. On the antennal musculature in Insects and other Arthropods (*Quart. Journ. Micr. Sci.*, LXXXI).
- 1942. On *Braula cæca* and its affinities (*Parasitology*, XXIV).
- 1944. On the constitution of the maxillæ and labium in *Mecoptera* and *Diptera* (*Quart. Journ. Micr. Sci.*, LXXXV).
- ISSIKI (S. T.). — 1931. On the morphology and systematics of *Micropterygidæ* of Japan and Formosa (*Proc. Zool. Soc. London*).
- ITO (H.). — 1918. On the glandular nature of the *Corpora allata* of the *Lepidoptera* (*Bull. Imp. Tokyo Sericicult. Coll.*, I, 4).
- JACKSON (T. H. E.). — 1947. The early stages of some African *Lycenidæ* (*Proc. R. Ent. Soc. London*, A, XXII).
- JAHN (L. A.). — 1930. The internal anatomy of the mydas fly (*Ohio Journ. Sci.*, XXX).
- JANET (C.). — 1894. Pelodera des glandes pharyngiennes de *Formica rufa* (*Mem. Soc. Zool. Fr.*, VII).
- 1894. Sur les nerfs de l'antenne et des organes chordotonaux chez les Fourmis (*C. R. Acad. Sci. Paris*, CXVIII).
- 1895. Sur *Vespa media*, *V. silvestris*, *V. saxonica* (*Mém. Soc. Acad. Oise*, XVI).
- 1895. Sur *Vespa germanica* et *V. vulgaris* (Limoges).
- 1895. Sur les muscles des Fourmis, des Guêpes et des Abeilles (*C. R. Acad. Sci. Paris*, CXXI).
- 1895. Structures des membranes articulaires, des tendons et des muscles (*Myrmica*, *Camponotus*, *Vespa*, *Apis*) (Limoges).
- 1897. Sur le *Lasius mixtus*, l'*Antennophorus uhlmanni*, etc. (Limoges).
- 1898. Sur la constitution morphologique de la tête de l'Insecte arrivé à l'état d'imago (*IV^e Congr. internat. Zool.*, Cambridge).
- 1909. Sur la morphologie de l'Insecte (Limoges).
- 1909. Sur l'ontogenèse de l'Insecte (Limoges).
- 1910. Organes sensitifs de la mandibule de l'Abeille (*C. R. Acad. Sci. Paris*, CLI).
- 1911. Sur l'existence d'un organe chordotonal et d'une vésicule pulsatile antennaire chez l'Abeille et sur la morphologie de la tête de cette espèce (*Ibid.*, CLII).
- 1911. Constitution morphologique de la bouche de l'Insecte (Limoges).
- JAWKOWSKI (H.). — 1948. Étude sur le système cérébral chez les *Diptères* (*Z. badón nad mózgiem owadów*) (*Ann. Univ. Mariæ Curie*, C., III, 1).
- JAWLOWSKI. — 1936. Ueber den Gehirn der Käfer (*Zeit. Morph. Ækol. Tiere*, XXXII).
- JENTSCH (S.). — 1940. Zur Morphologie des Gehirns und der Lichtsinnesorgane der Psocopteren (*Zool. Jahrb. Anat.*, LXVI).
- JOBLING (G. B.). — 1926. A comparative study of the head and mouth parts in the *Hippoboscidæ* (*Parasitology*, XVIII).
- 1928. The structure of the head and mouth parts in *Culicoides pulicaris* (*Bull. Ent. Res.*, XVIII).
- 1929. A comparative study of the structure of the head and mouth parts in the *Streblidæ* (*Diptera*, pupipara) (*Parasitology*, XXI).

- JOBLING (G. B.). — 1933. A revision of the structure of the head, mouth parts and salivary glands of *Glossina palpalis* (*Ibid.*, XXIV).
- JOHANNSEN (O. A.) et BUTT (F. H.). — 1941. Embryology of Insects and Myriapods (New-York et Londres).
- JOLY (P.). — 1942. Remarques sur le complexe hypocérébral des Dysticides (*Bull. Soc. Zool. Fr.*, LXVII).
- KADIC (O.). — 1902. Studien über das Labium der Coleopteren (*Jena. Zeit. Naturwiss.*, XXXVI).
- KEILIN (D.) et NUTTAL (G. H. F.). — 1920. Iconographia of *Pediculus humanus* (*Parasitology*, XXII).
- KESSEL (E. L.). — 1939. The embryology of fleas (*Smiths. Misc. Coll.*, XCVIII, 3).
- KIRBY (W.) et SPENCE (W.). — 1928. Introduction to Entomology (Londres).
- KORN (W.). — 1943. Die Muskulatur des Kopfes und des Thorax von *Myrmeleon europeus* (*Zool. Jahrb., Anat.*, LXVIII).
- KORSCHULT (E.). — 1924. Bearbeitung Einheimischer Tiere : *Dysticus marginalis* (Leipzig).
- KOWALEWSKY (A.). — 1892. Sur les organes excréteurs chez les Arthropodes terrestres (*Congr. Internat. Zool.*, 2^e sess. Moscou).
- KRAFCHICK (B.). — 1942. The mouth parts of blackflies with special reference to *Eusimulium lascivum* (*Ann. Ent. Soc. Amer.*, XXXV).
- KUWANA (Z.). — 1935. The innervation of the alimentary canal of the Silkworm larva (*Annot. Zool. Japon.*, XV).
- LAMEERE. — 1931. Précis de zoologie.
- LANDOIS (L.). — 1866. Anatomie des Hundeflohes (*Pulex canis*) (*Verh. K. Leop. Carol. Deutsch. Akad. Naturforsch.*, XXXIII).
- LANE (J.) et VULCANO (M. A.). — 1943. A armadura bucal dos Simuliídeos e seu valor taxonomico (*Rev. Ent. Rio de Janeiro*, XIV).
- LANGHOFFER (A.). — 1898. Beiträge zur Kenntnis der Mundteile der Hymenopteren (*Biol. Centralb.*, XVIII).
- LASS (M.). — 1905. Beiträge zur Kenntnis des histologisch-anatomischen Baues des weiblichen Hundeflohes (*Zeit. wiss. Zool.*, LXXIX).
- LEMCHÉ (H.). — 1941. The origin of winged Insects (*Vidensk. Med.*, CIV).
- LEMOINE (V.). — 1882. Recherches sur le développement des Podures (*A. F. A. S.*).
- LERMA (B. de). — 1932. Osservazioni sui corpi allata del *Grillotalpa* (*Arch. Zool. Ital.*, XVI).
- 1933. I Corpi faringei degli Ortoteri (*Atti R. Acad. Lincei, Rendic., Cl. Sci. Fis. Mat. Nat.*, XVII).
- 1947. L'organo frontale mediale di *Ctenolepisma targionii*.
- LEVEREAULT (P.). — 1936. The morphology of the Carolina Mantis (*Univ. Kansas Sci. Bull.*, XXIV).
- LEYDIG. — 1864. Vom Bau des Tierischen Körpers (Tübingen).
- LINDSAY (E.). — 1940. The biology of the Silverfish *Ctenolepisma longicauda* (*Proc. R. Soc. Victoria*, LII).
- LOWNE (T.). — 1892. The anatomy, physiology, morphology and development of the Blowfly (Londres).
- ŁOZINSKI (P.). — 1908. Beitrag zur Anatomie und histologie der Mundwerkzeuge der Myrmeleonidenlarven (*Zool. Anz.*, XXXIII).
- LUBBOCK (J.). — 1864-1865. On the development of *Chloeon dimidiatum* (*Trans. Linn. Soc. London*, XXIV et XXV).
- 1873. On the origin of Insects (*Journ. Linn. Soc. London*, XI).
- 1874. The origin and metamorphose of Insects (Londres).
- 1877. On some points in the anatomy of ants (*Month. Micr. Journ.*, XVIII).
- LUCAS. — 1862. Note sur le *Machilis maritima* (*Rev. Mag. Zool.*, IV).
- LUNDBALD (O.). — 1927. Zur Kenntnis der Flöhe (*Zool. Anz.*, LXX).
- LUPO (V.). — 1947. Studio morfologico, anatomico e istologico della *Anomala ansonia* var. *neapolitana* (*Boll. Lab. Ent. Agric. Portici*, VII).

- LYONET. — 1760. Traité anatomique de la Chenille qui ronge le bois de Saule (La Haye).
- MACGILL (E. I.). — 1947. The anatomy of the head and mouth parts of *Dysdercus intermedius* (Hémipt.) (*Proc. Zool. Soc. London*, CXVII).
- MACGILLIVRAY. — 1923. External Insect Anatomy (Urbana).
- MADLE (H.). — 1934. Zur Kenntniss der Morphologie, Ökologie und Physiologie von *Aphodius rufipes* (*Zool. Jahrb. Anat.*, LVIII).
- MAKI (T.). — 1935. Musculature of the Phasmid *Megacrania* (*Mem. Fac. Sci. Taioku Univ.*, Formose, XII, 2).
- 1936. Skeletal structure, musculature and nervous system of the Alder Fly : *Chauliodes formosanus* (*Ibid.*, XVI).
- HALMSTEN. — 1939. Ueber das Gehirn von *Mantis religiosa* (*K. Fysiogr. Sällsk. Handl.*, N. F., L).
- MAPLE (I. D.). — 1947. The eggs and first instar larvæ of *Encyrtidæ* (*Univ. Calif. Publ. Ent. Berkeley*, VIII).
- MARCHAL (P.). — 1906. Recherches sur la biologie et le développement des Hyménoptères parasites (*Arch. Zool. Exp. Gén.*, IV).
- 1928. Étude biologique et morphologique du Puceron lanigère du Pommier (*Ann. Épiphytes*, XIV).
- MARK. — 1879. The nervous system of *Phylloxera* (*Psyche*, II).
- MARLATT. — 1902. The Silverfish *Lepisma saccharina* (*Circ.*, XLIX, U. S. Dep. Agric.).
- MARQUARDT. — 1939. Beiträge zur Anatomie der Muskulatur und der peripheren Nerven von *Carausius morosus* (*Zool. Jahrb. Anat.*, LXVI).
- MASON (N.). — 1880. The Eyes and Brain of *Cermatia forceps* (*Amer. Natur.*, XV, 8).
- MEINERT. — 1880. Sur la conformation de la tête chez les Insectes (*Entom. Tidsskr.*).
- MENDES (M. V.). — 1947. Glândulas endócrinas e hormônio nos Insectos (*Ann. Acad. Brasil. Cienc. Rio de Janeiro*, XIX).
- MERCIER (L.) et VILLENEUVE. — 1926. Contribution à l'étude de la tête des Diptères cyclorrhaphes (*C. R. Acad. Sci. Paris*, CLXXXII).
- METCLAF (C. L.). — 1929. The mouth parts of Insects (*Trans. Illinois State Acad.*, XXI).
- MICHELS (B. H.). — 1880. Nervensystem des *Orcytes nasicornis* in Larven, Puppen und Käferstände (*Zeit. Wiss. Zool.*, XXXIV).
- MILLER (F. W.). — 1933. Musculature of the woolly Aphid of the Elm (*Schizoneura americana*) (*Ann. Ent. Soc. Amer.*, XXVI).
- 1933. Musculature of the lacewing (*Chrysoperla plerabunda*) (*Journ. Morphol.*, LV).
- MILLET (E. R.). — 1941. The skeletal muscles of the Soldier beetle *Chauliognathus marginatus* (*Proc. Louisiana Acad. Sci. Baton Rouge*, VI).
- MINCHIN (E. A.). — 1905. Report on the anatomy of the Tsetsefly (*Glossina palpalis*) (*Proc. R. Soc. London*, B, LXXVI).
- 1915. Some details in the anatomy of the rat-flea *Ceratophyllus fasciatus* [*Bosc. Journ. Quekett. Micr. Club.* (2), XII].
- MISRA (S. D.). — 1946. Studies on the somatic Musculature of the desert Locust. *Schistocerca gregaria* I : the head (*Indian Journ. Ent. New-Delhi*, VII).
- MONTI (R.). — 1893-1894. Ricerche microscopiche sul sistema nervoso degli Insetti (*Boll. Sci. Pavia*, XV).
- MORISON (G.). — 1927. Muscles of the adult Honey-Bee (*Quart. Journ. Micr. Sci.*, LXXI).
- MORRISON (W.). — 1943. Morphology of the Insect head (*Turtos news*, XXI).
- MUHR (J.). — 1877. Ueber die Mundtheile der *Orthoptera* (Prague).
- MULNARD (J.). — 1947. Le développement embryonnaire d'*Acanthoscelides obtectus* (*Arch. Biol. Liège*, LVIII).
- MUNSCHIED (L.). — 1933. Die Metamorphose des Labiums der Odonaten (*Zeit. wiss. Zool.*, CXLIII).
- NEISWANDER (C. R.). — 1925. Anatomie of the head and thorax of *Ranatra* (*Trans. Amer. Ent. Soc. Philadelph.*, LI).

- NELSON (J. A.). — 1915. Morphology of the Honey-Bee larva (*Journ. Agric. Res.*, XXVIII).
- NESBITT (H. H. J.). — 1941. A comparative morphological study of the nervous system of the *Orthoptera* and related orders (*Ann. Ent. Soc. Amer.*, XXXIV).
- NEWPORT (G.). — 1832. On the nervous system of *Sphinx ligustri* (*Phil. Trans. London*).
- NICHOLSON (H. P.). — 1945. The morphology of the mouth parts of the nonbiting blackfly *Eusimulium dacotense* (*Ann. Ent. Soc. Amer.*, XXXVIII).
- NOLAND (R. C.). — 1924. The anatomy of the *Troctes divinatorius* (*Trans. Wisc. Acad. Sci.*, XXI).
- NYST (R. H.). — 1942. Structure et rapports du système nerveux, du vaisseau dorsal et des annexes cardiaques chez *Dixippus morosus* (*Br. Ann. Soc. Zool. Belg.*, LXXIII).
- ÖLZE (A.). — 1931. Beiträge zur Anatomie von *Diastylis Ratkei* (*Zool. Jahrb. Anat.*, LIV).
- O'HARRA (R.) et ADAMS (J. A.). — 1942. The mouth parts of the Firebrat *Thermobia domestica* (*Iowa Acad. Sci.*, XLIX).
- OLFSER (E. W. M.). — 1907. Die Urinsekten (*Schr. Phys. ökon. Gesell.*, XIII).
- OLIVIERA ALBUNQUERQUE (D. de). — 1947. Contribuição ao conhecimento de *Charadrella malacophaga* (Diptera) (*Rev. Ent. Rio de Janeiro*, XVIII).
- OPOCZYNSKA et SEMBRATOVA. — 1936. Recherches sur l'anatomie et l'innervation du cœur de *Carausius morosus* (*Bull. Internat. Acad. Polon. Sci.*, B, II).
- ORLOV (J.). — 1924. Ueber den histologischen Bau der Ganglion des Mundmagen Nervensystems der Insekten (*Zeit. Mikr. Anat. Forsch.*, II).
- OTANES (F. O.). — 1922. Head and mouth parts of *Mecoptera* (*Ann. Ent. Soc. Amer.*, XV).
- OULGANINE (W. N.). — 1875-1876. Sur le développement des Podurelles (*Arch. Exp. Gén.*, XXXIX-XL).
- OVEN (R.). — 1855. Anatomie of invertebrate animals.
- OWSLEY (W. B.). — 1946. The comparative morphology of internal Structures of the *Asilidæ* (*Abstr. Diss. Ohio. St. Univ.*, XLIX).
- PACKARD (A. S.). — 1903. Hints on the classification of *Arthropoda*. The group, a phyletic one (*Proc. Amer. Phil. Soc.*, XLII).
- 1903. A text book of Entomology (New-York).
- PANDAZIS (G.). — 1929. Ueber die relative Ausbildung der Gehirnzentren bei Biologisch verschiedenen Ameisenarten (*Zeit. Morphol. Ökol. Tiere*, XVIII).
- PARKER (H. L.). — 1934. Notes on the anatomy of Tenthredinid larvæ, with special reference to the head (*Boll. Lab. Zool. Gen. e Agric. Portici*, XXVIII).
- PATAY (R.). — 1939. Contribution à l'étude d'un Coléoptère : *Leptinotarsa decemlineata* (Thèse de Paris).
- 1943. A propos des *Corpora cardiaca* (*Bull. Soc. Zool. Fr.*, LXVIII).
- PAWLOWA (M.). — 1895. Ueber ampullenartige Blutcirculations Organe im Kopfe verschiedener Orthopteren (*Zool. Anz.*, XVIII).
- PESSON (P.). — 1944. Contribution à l'étude morphologique et fonctionnelle de la tête, de l'appareil buccal, du tube digestif des ♀ de Coccides (*Coll. Monogr. Stat. Lab. Rech. Agronom. Paris*).
- PETERSON (A.). — 1916. The head capsule and the mouth parts of Diptera (*Illinois Biol. Monogr.*, III, 2).
- PFLUGFELDER (O.). — 1937. Untersuchungen über die Funktion der *Corpora allata* der Insekten (*Verh. Deutsch. Zool. Ges. et Zool. Anz.*, Suppl. X).
- 1938. Wechselwirkungen von Drüsen innerer Sekretion bei *Dixippus morosus* (*Zeit. wiss. Zool.*, CLII).
- PIERANTONI (U.). — 1901. Contribuzione allo studio del sistema nervoso stomato-gastrico degli Ortoteri Saltatori (*Att. R. Acad. Sci. Fis. Mat. Napoli*).
- POLICE. — 1910. Sulla discussa natura di alcune parti del sistema nervoso viscerale degli Insetti (*Arch. Zool. Ital.*, IV).
- POSSOMPES (B.). — 1946. Les glandes endocrines postcérébrales des Diptères (*Bull. Soc. Zool. Fr.*, LXXI).

- POTTER (E.). — 1938. The internal anatomy of the larvæ of *Panorpa* and *Boreus* (*Proc. R. Ent. Soc. London*, A, XIII).
- 1938. The internal anatomy of the order *Mecoptera* (*Trans. R. Ent. Soc. London*, LXXXVII).
- PRELL. — 1911-1912. Beiträge zur Kenntnis der Proturen (*Zool. Anz.*, XXXVIII-XL).
- PRYOR (M. G. M.). — 1948. Mouth parts and feeding habits of *Blepharoceridæ* (*Proc. R. Ent. Soc. London*, A, XXXIII, 7).
- PURI (I. M.). — 1924. Studies on the anatomy of *Cimex lectularius* (*Parasitology*, XVI, 1).
- RABL-RUCKHARD. — 1875. Studien über Insektengehirne (*Ark. Anat. Physiol.*).
- RAFF (J. W.). — 1933. Notes on the Silverfish (*Vic. Nat.*, L).
- RAMBUR (M. P.). — 1842. Histoire naturelle des Insectes (Paris).
- RAWAT (B. L.). — 1939. Notes on the anatomy of *Naucoris cimicoides* (*Zool. Jahrb. Anat.*, LXV).
- REDIKORZEW. — 1900. Untersuchungen über den Bau der Insekten (*Zeit. wiss. Zool.*, LXVIII).
- REHM (E.). — 1939. Die Innervation der inneren Organe von *Apis mellifica*. Zugleich ein Beitrag zur Frage des sog. sympatischen Nervensystems der Insekten (*Zeit. Morph. Ökol. Tiere*, XXXVI).
- REITZENSTEIN. — 1906. Die Stirnauge von *Periplaneta orientalis* und *Clæon* (*Zool. Jahrb., Anat.*, XXI).
- RIBAGA (C.). — 1901. Osservazioni circa l'anatomia del *Trichopsocus dalii* (*Rev. Patol. Veget.*, IX).
- RILEY (W. A.). — 1908. Muscle attachments in Insects (*Ann. Ent. Soc. Amer.*, I).
- RIMSKY-KORSAKOW (M.). — 1911. Ueber die Organisation der *Protura* (*Trav. Soc. Nat. St-Petersbourg*, XLII).
- RIPLEY (L. B.). — 1924. External morphology and postembryology of Noctuid larvæ (*Illinois Biol. Monogr.*, VIII).
- ROBER (H.). — 1941. Morphologie des Kopfes und des Vorderdarmes der Larvæ und Imago von *Sialis flavilatera* (*Zool. Jahrb., Anat.*, LXVII).
- ROBINSON (C. G.). — 1939. The mouth parts and their function in the ♀ mosquito *Anopheles maculipennis* (*Parasitol.*, XXXI).
- ROGOSINA (M.). — 1928. Ueber das periphere Nervensystem der *Æschna-Larve* (*Zeit. Zellforsch.*, VI).
- ROONWALL (M. L.). — 1938. Some recent advances in Insect embryology, with a complete bibliography on the subject (*Journ. R. Asiatic Soc. Bengal*, IV, 2).
- ROSE (M.) et BOISSON (C.). — 1947. Les relations de l'appareil neuro-glandulaire de la tête de *Bacillus Rossii* (*C. R. Soc. Biol.*, Paris, CXLI).
- ROSEN (von). — 1913. Studien am Sehorgan der Termiten nebst Beiträgen zur Kenntnis des Gehirns derselben (*Zool. Jahrb., Anat.*, XXXV).
- SANCHEZ. — 1937. Sur le centre antenno-moteur ou antennaire postérieur de l'Abeille (*Trav. Lab. Rech. Biol. Univ. Madrid*, XXXI).
- SCHARRER (B.). — 1937. Ueber sekretorisch tätige Nervenzellen bei wirbellosen Tiere (*Naturwiss.*, XXV).
- 1941. Neurosecretion. II. Neurosecretory cells in the central nervous system of cockroach (*Journ. comp. neurol.*, LXXIV).
- SCHARRER (B. et R.). — 1937. Ueber Drüsenervenzellen und neurosekretorische Organe bei Wirbellosen u. Wirbeltieren (*Biol. Reviews*, Cambridge, XXII).
- SCHAUM (H.). — 1861. Die Bedeutung der Paraglossen (*Berl. Ent. Zeitschr.*, Jhg. 5).
- SCHMIDT (F.). — 1947. Notes sur l'armature céphalique des *Sericostomatidæ* (Trichopt.) (*Mitt. Schweiz. ent. Ges.*, Berne, XX).
- SCHMITZ (G.). — 1941. Le labium et les structures bucco-pharyngiennes du genre *Stenus* (*La Cellule*, XLIX).
- SCHÖNEMUND (E.). — 1912. Zur Biologie und Morphologie einiger Perlaarten (*Zool. Jahrb., Anat.*, XXXIV).
- 1924. *Plecoptera* (*Biol. d. Tiere Deutschl.*, lief. 10).

- SCHRADER (K.). — 1938. Untersuchungen über die Normalentwicklung des Gehirns und Gehirntransplantationen bei der Mehlmotte *Ephesia Kühniella*... (*Biol. Zentralbl.*, LVIII).
- SCOTT (T. L.). — 1941. Bee anatomy (*Microscope*, London, IV).
— 1944. *Id.* (*Ibid.*, V).
- SCUDDER (S. H.). — 1877. On the structure of the head of *Atropos* (*Psyche*, 2, XLIX).
- SELLKE (K.). — 1936. Biologische und morphologische Studien an schädlichen Wiesenschnaken (*Tipulidæ*) (*Zeit. wiss. Zool.*, CXLVIII).
- SENEVET (G.). — 1946. Contribution à l'étude des larves de Culicides. La structure du prémentum (*Arch. Inst. Pasteur, Alger*, XXIV).
- SERVADEI (A.). — 1947. Il *Tychius flavus* (*Redia*, Florence, 2, XXXII).
- SEVASTOPULO (D. G.). — 1945. The early stages of Indian *Lepidoptera* (*Journ. Bombay Nat. Hist. Soc.*, XLV).
— 1946. *Id.* (*Ibid.*, XLVI).
- SHARGA (V. S.). — 1933. On the internal anatomy of some *Thysanoptera* (*Trans. Ent. Soc. London*, LXXXI).
- SHARIF (M.). — 1937. On the internal anatomy of the larva of the rat-flea, *Nosopsyllus fasciatus* (*Phil. Trans. Roy. Soc. London*, B, CCXXVII).
- SILVESTRI (F.). — 1901. Materiali per lo studio dei Tisanuri (*Bull. Soc. Ent. Ital.*, XXXIII).
- SIMM (K.). — 1914. Die larvalen Mundwerkzeuge bei *Oligoneuria rhenana* und ihre Verkümmerng bei Imago (*Bull. Internat. Acad. Sci. Cracovie*).
- SINETY (R. de). — 1899. Remarques sur le système nerveux viscéral... des Phasmides (*Bull. Soc. Ent. Fr.*).
— 1901. Recherches sur l'anatomie des Phasmes (*La Cellule*, XIX).
- SMART (J.). — 1935. The internal anatomy of the black-fly *Simulium ornatum* (*Ann. Trop. Med. Parasitol.*, XXIX).
- SMITH (R. C.). — 1922. The biology of the *Chrysopidæ* (*Cornell. Univ.*, Mem. 58).
- SNODGRASS (R. E.). — 1924. Anatomy and physiology of the Apple-Magot (*Journ. Agric. Res.*, XXVIII).
— 1925. The anatomy and Physiology of the Honey Bee (New-York).
— 1943. The feeding apparatus of biting and disease-carrying flies (*Smiths. Misc. Coll.*, CIV, 1).
— 1944. The feeding apparatus of biting and sucking insects affecting man and animals (*Ibid.*, CIV, 7).
— 1946. The skeletal anatomy of fleas (*Ibid.*, CIV, 18).
— 1947. The Insect cranium and the epicranial suture (*Ibid.*, CVII, 7).
- SOKAL (R. R.). — 1947. The anatomy of the head capsule of the dragonfly *Pantala flavescens* (*Notes Ent. Chinoise*, Shanghai, XI).
- SPEYER (W.). — 1922. Die Muskulatur der Larve von *Dysticus marginalis* (*Zeit. wiss. Zool.*, CXIX).
— 1929. Der Apfelblattsauger *Psylla mali* (*Monogr. Pflanzenschutz*, I).
- SPOONER (C. S.). — 1938. The phylogeny of the *Hemiptera* based on a study of the head capsule (*Univ. Illinois Bull.*, XXV, 70).
- STARCKE (A.). — 1939. Le faisceau des ocelles et la fonction qu'il nous suggère avec un appendice sur l'antenne larvale des Fourmis (*Tidj. Ent. Amsterdam*, LXXXII).
— 1941. Hersenganglion van *Strumigenys*, (*Ibid.*, LXXXIV).
- STEINER (P.). — 1930. Studien an *Panorpa communis* (*Zeitschr. Morph. Ökol. Tiere*, XVII).
- STEPHENS (J. W. W.) et NEWSTEAD (R.). — 1907. The anatomy of the proboscis of biting flies (*Ann. Trop. Med. Parasitol.*, I).
- STOJANOVICH (C. J.). — 1945. The head and mouth parts of the sucking lice (*Microentomology*, X, 1).
- STÖWE (E.). — 1943. Der Kopf von *Trimenopon jenningsi* (*Zool. Jahrb., Anat.*, LXVIII).
- STRENGER (A.). — 1942. Funktionelle Analyse des Orthopterenkopfes (*Zool. Jahrb., Syst.*, LXXV).

- STRINDBERG (H.). — 1919. Die Eifurchung von *Tapinoma erraticum* (Zool. Anz., L).
- STROEBELT. — 1883. Anatomy and physiology of *Hæmatopinus tænuirostris* (Ann. Mag. Nat. Hist., 5, XI).
- SULC (K.). — 1927. Das Tracheensystem von *Lepisma* (Acta Soc. Sci. Nat. Moravicæ, IV, 7).
- 1943. Aussere Morphologie, Metamorphose und Lebenslauf von *Phenacoccus aceris* (Ibid., XV, 2).
- 1944. Aussere Morphologie, Metamorphose und Lebenslauf von *Penkinococcus piceæ* (Ibid., XV, 11).
- SUNDERMEYER (W.). — 1940. Der Hautpanze des Kopfes u. des Thorax von *Myrmeleon europæus* und seine Metamorphose (Zool. Jahrb., Anat., LXV).
- SUSLOV (S.). — 1912. Ueber die Kopfdrüsen einiger niederen Orthopteren (Zool. Jahrb., Anat., XXXIV).
- SVENSSON. — 1934. Ueber die Augen und das Gehirn von *Haploops tubicola* (Ark. f. Zool., XXV).
- SWAINE (J. M.). — 1920. The nervous system of the larva of *Sthenopis thule* (Canad. Entom., LII).
- SWEETMAN (H. L.). — 1938. Biology of *Thermobia domestica* (Ecol. Monogr., VIII).
- THOMPSON (C. B.). — 1913. A comparative study of the brains of three genera of ants (Journ. comp. neurol., XXIII).
- 1916. The brain and the frontal gland of the castes of the white ant (Ibid., XXVI).
- THOMSEN (E.). — 1942. An experimental and anatomical study of the *corpus allatum* in the Blow-fly *Calliphora erythrocephala* (Vidensk. Meddel. f. Dansk Natur. For., CVI).
- TICKOMIROV (A.). — 1882. Développement de *Bombyx mori* (Trav. Lab. Zool. Mus. Moscou, I).
- TILLYARD (R. J.). — 1923. On the mouth parts of the *Micropterygoidea* (Trans. Ent. Soc. London, 1923).
- 1928. Kansas Permian Insects (Amer. Journ. Sci., 5, XVI).
- 1930. The evolution of the class *Insecta* (Pap. and Proc. R. Soc. Tasmania).
- TITSCHAK. — 1928. Der Fühlnerve der Bettwanze, *Cimex lectularius*, und seine zentralen Endgebiet. (Zool. Jahrb., Allg. Zool., XLV).
- TOTH (L.). — 1943. Embryologische Untersuchungen an *Calotermes flavicollis* (Arb. ung. biol. Forsch. Inst., Tihany, XV).
- TOWER (D. G.). — 1914. The mechanism of the mouth parts of the squash bug, *Anasa tristis* (Psyche, XXI).
- TOWNSEND (A. L. H.). — 1945. Further notes on the early stages of *Heterocera* (Journ. Eq. Afr. nat. Hist. Soc., Nairobi, XVIII).
- TUXEN (S. L.). — 1931. Monographie der Proturen (Zeit. Morph. Ökol. Tiere, XXII).
- ULMER. — 1924. *Ephemeroptera* (in Biol. d. Tiere Deutsch., Lief. 9).
- ULRICH (W.). — 1924. Die Mundwerkzeuge der Spheciden (Zeit. Morph. Ökol. Tiere, I).
- VANCE (A. M.) et SMITH (H. O.). — 1933. The larval head of parasitic *Hymenoptera* (Ann. Ent. Soc. Amer., XXVI).
- VANDEL (A.). — 1949. Généralités sur les Arthropodes (in P.-P. GRASSÉ, Traité de Zoologie, VI).
- VARRICCHIO. — 1935. Note sulla morfologia e lo sviluppo postembryonale della *Dolichopoda palpata* (Mus. Zool. Ann., Napoli, N. S., VI).
- VAZQUEZ (L.) et BENA (M. T.). — 1941. Estudios acerca del sistema nervioso de los Insectos (Ann. Inst. Biol., Mexico, XII).
- VERHOEFF (K.). — 1896. Zur Morphologie der Segmentanhänge bei Insekten und Myriopoden (Zool. Anz., XX).
- 1902. Zur vergleichende Morphologie der Coxalorgane und Genitalorgane der Tracheaten (Zool. Anz., XXV).
- 1903. Ueber Tracheaten Beine; Trochanter und Präfemur (Ibid., XXVI).
- VOGEL (R.). — 1915. Beitrag zur Kenntnis des Baues und der Lebensweise der Larve von *Lampyrus noctiluca* (Zeit. wiss. Zool., CXII).
- 1920. Zur Anatomie des Stechrüssels von *Glossina fusca* (Zool. Anz., LI).

- VOGEL (R.). — 1921. Kritische und ergänzende Mitteilungen zur Anatomie des Stechapparats der Culiciden und Tabaniden (*Zool. Jahrb., Anat.*, XLII).
- 1921. Zur Kenntnis des Baues und der Funktion des Stachels und des Vorderdarmes der Kleiderlaus (*Ibid.*).
- VOGT (M.). — 1943. Zur Kenntnis der larvalen und pupalen *Corpus allatum* von *Caliphora* (*Biol. Centralbl.*, LXIII).
- WAGNER (J.). — 1889. Anatomie der *Vermipsylla* (*Horæ Soc. Ent. Ross.*, XXIII).
- 1927. The endoskeleton of the flea-head (*Acta Soc. Ent. Serbo-Croato-Slovenæ*, II).
- WALKER (E. M.). — 1931. On the anatomy of *Grylloblatta campodeiformis*. Exoskeleton and musculature of the head (*Ann. Ent. Soc. Amer.*, XXIV, 3).
- 1931. Clypeus and labium of primitive Insects (*Canad. Entom.*, LXIII).
- 1932. Prognathism and hypognathism in Insects (*Ibid.*, LXIV).
- WEBER (H.). — 1936. *Copeognatha* (in *Biol. d. Tiere Deutschl.*, Lief. 39).
- 1938. Beiträge zur Kenntnis der Unterordnung *Psocidea* (*Zool. Jahrb., Anat.*, LXIV).
- 1938. Grundriss der Insektenkunde (Jena).
- 1939. Beiträge zur Kenntnis der Unterordnung *Psocidea* (*Biol. Zentralbl.*, LIX).
- WEISMANN (A.). — 1864. Die nachembryonale Entwicklung der Musciden (*Zeitschr. wiss. Zool.*, XIV).
- 1866. Die Entwicklung der Dipteren im Ei (*Ibid.*, XV).
- WHEELER (W. M.). — 1910. Ants, their structure, development and behaviour. (*New York Columbia Univ. Press*).
- WHITEFIELD (F. G. S.). — 1925. The relations between the feeding habits and the structure of the mouth parts in the *Asilidæ* (*Proc. Zool. Soc. London*, 1925).
- WIGGLESWORTH. — 1939. Principles of Insect physiology (London).
- WILLEM (V.). — 1901. Les glandes céphaliques des Orcheselles (*Arch. Biol.*, XVII).
- WILLIAMS (I. W.). — 1938. Comparative morphology of mouth parts of *Coleoptera* (*New York Ent. Soc.*, XLII).
- WOMERSLEY (H.). — 1937. Studies in Australian *Thysanura-Lepismatidæ* (*Trans. R. Soc. S. Aust.*, LXI).
- WOOD-MASON. — 1879. Morphological notes bearing on the origin of *Insecta* (*Trans. Ent. Soc.*, London).
- WORM-HANSEN (J. G.) et LARSSON (S. G.). — 1947. *Semasia Krygeri*. Morphology and Biology (*Ent. Medd.*, Copenhagen, XXV).
- WU (C. F.). — 1923. Morphology, Anatomy and Ethology of *Nemura* (*Bull. Lloyd Library*, XXIII, *Entom. Ser.*, 3).
- 1929. The nervous system of the white grub (the larve of *Osmoderma socialis*) (*Lingnam Sc. Inst.*, VII).
- YU (T. S.). — 1936. The external anatomy of *Chrysolina aurichalcea* (*Sinensia*, Nanking, VII).
- ZAVREL (J.). — 1915. Zur Morphologie der Tendipedidenlarven (*Zeit. wiss. Insektenbiol.*, XI).
- 1916. *Id.* (*Ibid.*, XII).
- ZAWARZIN (A.). — 1912. Das sensible Nervensystem der *Æschna*-Larven (*Zeit. wiss. Zool.*, C).
- 1912. Ueber das sensible Nervensystem der Larven von *Melolontha vulgaris* (*Ibid.*).
- 1914. Histologische Studien über Insekten (*Ibid.*, CVIII).
- 1916. Quelques données sur la structure du système nerveux des Insectes (*Rev. Zool. russe*, I).
- 1925. Der Parallelismus der Strukturen als Grundprinzip der Morphologie (*Zeit. wiss. Zool.*, CXXIV).
- ZEE (H. C.) et PAI (S.). — 1944. *Corpus allatum* und *corpus cardiacum* in *Chironomus* sp. (*Amer. Nat.*, LXXXVIII).
- ZEIGLER. — 1912. Die Gehirne der Insekten (*Naturw. Wochenschr.*, XXVII).

EXPLICATION DES LETTRES ACCOMPAGNANT LES FIGURES

La même notation est généralement utilisée pour un muscle (ou une aire sensorielle) et pour le nerf qui s'y rend.

A

A : acron. — *A1* : métamère antennulaire. — *A2* : métamère tritocéphalique. — *abca* : muscle abducteur cranien antérieur de la mandibule. — *abcm* : muscle abducteur cranien moyen de la mandibule. — *abcmd* : muscle abducteur cranien médial de la mandibule. — *abcpl* : muscle abducteur cranien postérieur latéral de la mandibule. — *abcpm* : muscle abducteur cranien postérieur moyen de la mandibule. — *able* : muscle abaisseur du lobe externe du labium. — *abli* : muscle abaisseur du lobe interne du labium. — *ablic* : muscle abaisseur cranien du lobe interne du labium. — *abtl* : muscle abducteur tentorial latéral de la mandibule. — *abtl1* : innervation antérieure dorsale de *abtl*. — *abtl2* : innervation antérieure ventrale de *abtl*. — *abtl3* : innervation postérieure dorsale de *abtl*. — *abtl4* : innervation postérieure ventrale de *abtl*. — *adcl* : muscle adducteur cranien latéral de la mandibule. — *adcm* : muscle adducteur cranien médial de la mandibule. — *adh* : muscle adducteur hypopharyngien de la mandibule. — *ads* : articulation dorsale du scape. — *adt* : muscle adducteur tentorial principal de la mandibule. — *adt'* : muscle adducteur tentorial accessoire de la mandibule. — *am* : arc moyen du suspensorium hypopharyngien. — *ant* : antenne. — *ao* : aorte céphalique. — *aoa* : aorte antennaire. — *apg* : apodème de la galea maxillaire. — *aple* : apodème du lobe externe labial. — *al* : apodème de la lacinia maxillaire. — *as* : arc supérieur du suspensorium hypopharyngien. — *aso* : aorte sous-œsophagienne. — *ata1*, *ata2*, *ata3* : muscles adducteurs tentoriaux antérieurs du stipes. — *atp1*, *atp2* : muscles adducteurs tentoriaux postérieurs du stipes. — *avs* : articulation ventrale du scape.

B

B : bouche. — *ba* : base antennaire. — *balo* : bras aortique latéro-œsophagien. — *bas* : basale. — *bc* : blastocœle. — *bl* : bras latéral du suspensorium hypopharyngien. — *bla* : bras latéro-apical du suspensorium hypopharyngien. — *blor* : bras loreal du suspensorium hypopharyngien. — *bor* : bras oral du suspensorium hypopharyngien. — *bss* : bras supra-salivaire du suspensorium hypopharyngien.

C

C : cerveau. — *c1* : commissure tritocérébrale. — *c2* : commissure superlinguale. — *c3* : commissure mandibulaire. — *c4* : commissure maxillaire. — *c5* : commissure labiale. — *c6* : commissure prothoracique. — *ca* : cardo. — *cai* : condyle antennaire inférieur. — *cas* : condyle antennaire supérieur. — *cc* : corps cradiaque. — *cd* : condyle prémental pour le trochanter labial. — *cdl* : condyle labial du crâne. — *cdm* : condyle mandibulaire du crâne. — *cdmd* : condyle postérieur de la mandibule. — *ceglm* : canal excréteur de la glande mandibulaire. — *cexl* : canaux excréteurs des glandes labiales. —

cf : muscle cranio-fulcral. — *cg* : cellules ganglionnaires. — *chp* : muscles chiasmatiques des pattes prothoraciques. — *cib* : cibarium. — *cir* : muscle circulaire péristomodéal. — *CJ* : corps jugal. — *Cl* : clypéus. — *cLT* : connectif labio-prothoracique. — *cmd* : cavité mandibulaire. — *cmx* : condyle maxillaire du crâne. — *cnl* : canalicules des dents mandibulaires. — *co* : collet du rein. — *cœa* : cœur antennaire. — *cp* : collier péripharyngien. — *cpL* : muscle compresseur du labre. — *cprm* : muscle cranio-prémental. — *cr* : crête stipitale interne. — *cra* : crête antennaire (partie interne de la suture antennaire). — *crl* : crête longitudinale latérale dorsale du stomodéum. — *crm* : crête longitudinale médiale dorsale du stomodéum. — *cs* : cellules sensorielles. — *cTA* : corps du tentorium antérieur. — *cTP* : corps du tentorium postérieur. — *cTS* : connectif trito-superlingual. — *cx1* : premier coxa. — *cx2* : second coxa. — *cx1-2* : limite primi-secondicoxale. — *cx2-Tel* : limite secondicoxale-télopodiale.

D

D : deutocérébrum. — *db* : dilatateur dorsal de la bouche. — *Dc* : cœlome deutocéphalique. — *dc* : dilatateurs dorsaux du cibarium. — *ddos* : dilatateur dorsal de l'orifice salivaire labial. — *ddph1*, *ddph2* : premiers et seconds dilatateurs dorsaux du pharynx. — *ddT* : dissépiment deuto-tritocéphalique. — *dl* : dépresseur de la lingua. — *dla* : dépresseur antérieur du labium. — *dlp* : dépresseur postérieur du labium. — *dOF* : nerf deutocérébral de l'organe frontal médian. — *dsa* : dépresseur stipital antérieur. — *dsp* : dépresseur stipital postérieur. — *DT* : apodème intersternal deuto-tritocéphalique. — *dtr* : dépresseur du trochanter labial. — *dtrm* : dépresseur du trochanter maxillaire. — *dTS* : dissépiment trito-superlingual. — *dvc* : dilatateur ventral du cibarium. — *dvos* : dilatateur ventral de l'orifice salivaire labial. — *dvp1*, *dvp2* : dilatateurs ventraux antérieurs (1) et postérieurs (2) du pharynx.

E

Ep : épipharynx. — *eta* : muscle extenseur du tarse. — *eti* : muscle extenseur du tibia.

F

F : frons. — *fcl* : muscle flexeur cranien de la lacinia maxillaire. — *fcx1*, *fcx2* : fibres nerveuses primicoxales (1) et secondicoxales (2). — *fe* : fémur. — *fg* : muscle flexeur de la galéa maxillaire. — *fl* : flagelle antennaire. — *FO* : trou occipital. — *fpm* : muscle fulcro-postmental. — *fscx* : fibres nerveuses subcoxales. — *fsl*, *fsl'* : muscles flexeurs stipitaux de la lacinia maxillaire. — *fpta* : muscle flexeur du prétarse. — *fta* : muscle flexeur du tarse. — *fti* : muscle flexeur du tibia. — *ftel* : fibres nerveuses télopodiales.

G

ga : galéa maxillaire. — *gb* : globuli. — *ge* : géna. — *GEp1*, *GEp2* : ganglions épipharyngiens postérieur (1) et antérieur (2). — *GF* : ganglion frontal. — *ghy* : ganglion hypocérébral. — *gm* : glène mandibulaire du crâne. — *gmcc* : nerf glandulo-mandibulaire du corps cardiaque. — *gmd* : glène articulaire de la mandibule. — *gmx* : glène articulaire du cardo. — *GS* : ganglion superlingual. — *gs* : glandes salivaires labiales. — *gsm* : glandes salivaires mandibulaires. — *gsp* : glandes salivaires postérieures. — *GT* : ganglion tritocérébral. — *GTh1* : ganglion prothoracique. — *g1* à *g5* : innervations des glandes labiales.

H

h : nerf ainsi noté par DENIS. — *hb* : hématoblastes. — *hst* : hypostoma. — *ht* : muscle hypopharyngien transverse. — *hyd* : hypoderme.

I

i : partie incisive. — *ill* : invagination latéro-linguale. — *inn* : innervation. — *int* : appendice intercalaire. — *is* : insertions de soies.

L

L : labyrinthe du rein labial. — *la* : lacinia maxillaire. — *LAB* : métamère labial. — *lab* : labium. — *LB* : neuromère labial. — *ld* : innervation d'un longitudinal prothoracique. — *ldtr* : muscle levateur dorsal du trochanter labial. — *le* : lobe externe labial. — *lf* : lame fibreuse. — *lg* : lingua. — *lgdt* : muscle longitudinal dorsal prothoracique. — *lget* : muscle longitudinal ventral prothoracique. — *li* : lobe interne labial. — *ll* : lobes labiaux. — *lle* : levateur du lobe externe labial. — *lli* : levateur du lobe interne labial. — *ln* : lobe nucal. — *lo* : lobe optique. — *Lr* : labre. — *ltr* : muscle levateur du trochanter maxillaire. — *lot* : muscle longitudinal ventral prothoracique. — *ltr* : muscle levateur ventral du trochanter labial.

M

mba : membrane articulaire de l'antenne. — *mbd* : membrane dorsale. — *mbmd* : membrane articulaire de la mandibule. — *mc* : membrane collaire. — *mCpL* : muscle clypéal postérieur du labre. — *MD* : neuromère mandibulaire. — *MDB* : métamère mandibulaire. — *mdb* : mandibule. — *meD* : méso deutocérébral. — *meT* : méso tritocérébral. — *mggl* : masse ganglionnaire. — *mLa* : muscle labral antérieur. — *MLb* : limite des domaines maxillaire et labial. — *mLp* : muscle labral postérieur. — *MM* : limite des domaines mandibulaire et maxillaire. — *mmd* : membrane articulaire de la mandibule. — *MMx* : apodème intersternal mandibulo-maxillaire. — *mol* : partie molaire. — *Msoe* : masse sous-œsophagienne. — *MT* : bras postérieur du tentorium. — *mt* : métatentorina. — *MX* : neuromère maxillaire. — *Mx* : métamère maxillaire. — *mx* : maxille.

N

na : nerf antennaire principal. — *naa* : nerf antennaire accessoire. — *naoa* : nerf aortique antérieur. — *naop* : nerf aortique postérieur. — *nCm* : nerf clypéal moteur. — *ncr* : nerf cardio-sympathique. — *nCs* : nerf clypéal sensoriel. — *ndcc* : nerf deutocérébral du corps cardiaque. — *nint* : nerf intercalaire. — *nL* : nerf sympathique postérieur impair de Leydig. — *nlb* : nerfs labiaux. — *nLr* : nerf labral. — *nmd* : nerfs mandibulaires. — *nmx* : nerfs maxillaires. — *npcc* : nerf protocérébral du corps cardiaque. — *nr* : nerf récurrent. — *NS* : neuromère superlingual. — *nsa* : nerf stomodéal antérieur. — *ntcc* : nerf tritocérébral du corps cardiaque. — *nTh* : nerfs prothoraciques. — *ntp* : nerf tégumentaire protocérébral antérieur. — *ntpp* : nerf tégumentaire protocérébral postérieur.

O

o : nerf optique. — *oa* : orbite antennaire. — *oc* : occiput. — *œ* : œil. — *oeglm* : orifice excréteur de la glande mandibulaire. — *œs* : œsophage. — *OF* : organe frontal médian. — *of* : organe frontal latéral. — *os* : orifice salivaire labial.

P

P : pariétal. — *p* : plaque antéro-prémentale. — *pI* : patte prothoracique. — *PAI* : métamère préantennulaire. — *PI* : nerf de la patte prothoracique. — *pas* : muscle

protracteur antérieur du scape. — *PD* : apodème intersternal proto-deutocéphalique. — *ped* : pédicelle. — *pf* : muscle protracteur du fémur. — *pge* : postgena. — *phe* : crête épistomale. — *phoc* : phragme postoccipital. — *phx* : pharynx. — *piadh* : plaque d'insertion du muscle *adh*. — *pis* : plaque infra-salivaire. — *pl* : palpe labial. — *pls* : pleurostoma. — *pm* : postmentum. — *pmol* : post-mola. — *pmx* : palpe maxillaire. — *pntt* : muscle pronoto-tentorial. — *poc* : postocciput. — *pOF* : nerf protocérébral de l'organe frontal médian. — *pps* : muscle protracteur postérieur du scape. — *PR* : protocérébrum. — *pre* : muscle protracteur du cardo. — *prm* : prémentum. — *ps* : plage sensorielle hypopharyngienne. — *PT* : bras antérieur du tentorium. — *pt* : prétentorina. — *pta* : prétarse. — *pTC* : pied du tentorium collaire.

E

rao : muscle rétracteur de l'angle oral. — *rads* : muscle rétracteur accessoire dorsal du scape. — *ravs* : muscle rétracteur accessoire ventral du scape. — *rdL* : muscle réducteur du labre. — *rdprm* : muscle réducteur du prémentum. — *rf* : muscle rétracteur du fémur. — *RGEp1*, *RGEp2* : racines des ganglions épipharyngiens postérieurs (1) et antérieurs (2). — *RGF* : racine ventrale du ganglion frontal. — *rgf* : racine dorsale du ganglion frontal. — *rl* : muscle rétracteur latéral du cardo. — *rm* : muscle rétracteur médial du cardo. — *rms* : muscle rétracteur moyen du scape. — *rprm* : muscle rétracteur du prémentum. — *rps* : muscle rétracteur postérieur du scape.

S

Sa : suture antennaire. — *sac* : saccule. — *sbs* : sensilles basiconiques de la galéa maxillaire. — *Sc* : suture coronale. — *sC* : soies clypéales. — *sc* : scape. — *sc* : sensilles coeloconiques. — *SCL* : suture clypéo-labrale. — *scor* : suspenseur collaire du rein labial. — *scr* : suspenseur cranien du rein labial. — *scx* : subcoxa. — *scx-cx1* : limite subcoxo-primicoxale. — *Se* : suture épistomale. — *SF* : suture postfrontale. — *sF* : soies frontales. — *shst* : suture hypostomale. — *sit* : sitophore. — *sL* : soies labrales. — *sl* : lobe latéral de la glande salivaire mandibulaire. — *slb* : muscle suspenseur latéral de la bouche. — *SLG* : métamère superlingual. — *slg* : superlinguæ. — *SM* : limite des domaines superlingual et mandibulaire ou apodème intersternal superlinguo-mandibulaire. — *smd* : soies mandibulaires. — *sP* : soies pariétales. — *spc* : lobe postcérébral de la glande salivaire mandibulaire. — *sph* : sphincter du rein labial. — *Spls* : suture pleurostomale. — *spm* : soies postmentales. — *spnr* : muscle suspenseur pronotal du rein labial. — *spo* : soies préoculaires. — *Spc* : suture postoccipitale. — *spot* : muscle suspenseur postérieur du tentorium antérieur. — *spt* : muscle suspenseur pariétal du tentorium antérieur. — *ssa* : soies supra-antennaires. — *sso* : soies supra-oculaires. — *ST* : bras supérieur du tentorium. — *St* : sternite. — *st* : stipes. — *stp* : muscle suspenseur du tentorium postérieur.

T

T : tritocérébrum. — *t1* : innervation des téguments ventraux du prémentum. — *t2* : innervation des téguments ventraux du prémentum. — *t3* : innervation des téguments de la plaque infra-salivaire. — *t4* : innervation des téguments dorsaux du prémentum. — *t5* : innervation des téguments dorsaux du prémentum. — *t6* : innervation du tégument médial de la base du lobe externe labial. — *t7* : innervation des téguments ventraux du prémentum. — *t8* : innervation des téguments ventraux du trochanter labial. — *t9* : innervation des téguments dorsaux du trochanter labial. — *t10* : innervation des téguments dorsaux du postmentum. — *t11* : innervation des téguments latéro-dorsaux du postmentum. — *t12* : innervation des téguments dorsaux du postmentum. — *t13* : innervation des téguments ventraux du postmentum. — *t14* : innervation des

téguments dorsaux du lobe externe labial (organes chordotonaux). — *t15* : innervation des téguments dorsaux du lobe interne labial. — *t16* : innervation des téguments ventraux du prémentum. — *t17* : innervation des téguments de l'apodème du lobe externe labial. — *t18* : innervation des téguments ventraux du postmentum (au pied de *dla*). — *t19* : innervation des téguments ventraux du lobe interne labial. — *t20* : organe sensoriel des téguments dorsaux du stipes. — *t21* : innervation des téguments de l'apodème du lobe externe labial. — *t22* : innervation des téguments ventraux du stipes. — *t23* : innervation des téguments dorsaux du stipes. — *t24* : innervation des téguments ventraux postérieurs du stipes. — *t25* : innervation des téguments ventraux du cardo. — *t26* : innervation des téguments ventraux du cardo. — *t27* : innervation des téguments dorsaux du stipes. — *t28* : nerf des soies latéro-postérieures du stipes. — *t29* : innervation des téguments dorsaux du stipes. — *t30* : innervation des téguments de l'apex de la mandibule. — *t31* : innervation des soies latérales de la mandibule. — *t32* : innervation de l'hypoderme de la glène mandibulaire du crâne. — *t33* : innervation des téguments de la base antennaire. — *t34* : innervation tégumentaire mandibulaire du phragme postoccipital. — *t35* : innervation des soies supra-oculaires. — *t36* : innervation de la membrane articulaire dorsale de la mandibule. — *t37* : innervation tégumentaire de la face latéro-antérieure de PT. — *t38* : innervation de la partie inférieure de la base antennaire. — *t39* : innervation de la partie postérieure des soies frontales. — *t40* : innervation de la membrane articulaire antennaire dorsale. — *t41* : innervation des téguments du scape. — *t42* : innervation de la membrane articulaire antennaire ventrale. — *t43* : innervation des téguments du bras oral du suspensorium. — *t44* : plage sensorielle hypopharyngienne à l'angle du bras oral et de l'arc supérieur du suspensorium hypopharyngien. — *t46* : innervation des téguments de la base de l'arc moyen du suspensorium hypopharyngien. — *t47* : innervation des téguments de la base du bras latéro-apical du suspensorium hypopharyngien. — *t48* : innervation des téguments de la face médiale de PT. — *t49* : innervation de la partie antérieure des soies frontales. — *t50* : innervation des soies clypéales. — *t52* : innervation des soies labrales. — *t53* : innervation des soies préoculaires. — *t54* : innervation des soies pariétales. — *t55* : innervation protocérébrale des soies frontales. — *t56* : innervation tégumentaire protocérébrale antérieure. — *t57* : innervation tégumentaire protocérébrale postérieure. — *TA* : corps du tentorium antérieur. — *ta* : tarse. — *TC* : tentorium collaire. — *Tc* : coelome tritocéphalique. — *tco* : muscle tentorio-collaire. — *TD* : tube digestif (région stomodéale). — *Tel* : télopodite. — *Terg* : tergite. — *tf* : tonofibrilles. — *tg* : muscle tentorio-glandulaire labial. — *TH* : métamère prothoracique. — *Th1* : pronotum. — *ti* : tibia. — *tprm* : muscle tentorio-prématal. — *tr* : trachée. — *trl* : trochanter labial. — *trm* : trochanter du palpe maxillaire. — *TS* : limite des domaines tritocéphalique et superlingual, ou apodème intersternal trito-superlingual. — *ttc* : muscle tentorio-tentorial court. — *tto* : muscle tentorio-tentorial collaire. — *ttl* : muscle tentorio-tentorial long.

1, 1', 2, 3, 3', 4, 5, 5', 5'', 6 : nerfs labiaux. — 7, 8, 9, 9', 10, 10', 11, 11', 12, 13 : nerfs maxillaires. — 14, 15, 16, 17 : nerfs mandibulaires. — 18 : nerf hypopharyngien superlingual. — 19 : nerf hypopharyngien mandibulaire. — 20 : nerf hypopharyngien maxillaire.

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION.....	145
<i>Chapitre premier.</i> — La capsule céphalique.....	149
A. — Les sutures du crâne.....	150
B. — Les régions du crâne.....	151
<i>Chapitre II.</i> — Le clypéo-labre	156
A. — Musculature	156
B. — Le dissépiment trito-superlingual.....	157
<i>Chapitre III.</i> — Le tentorium et sa musculature.....	159
A. — Le tentorium antérieur.....	159
B. — Le tentorium postérieur.....	160
C. — Le tentorium collaire.....	161
D. — Musculature tentoriale propre.....	161
E. — Musculature tentorio-thoracique et tentorio-appendiculaire céphalique	163
<i>Chapitre IV.</i> — Le stomodéum et sa musculature.....	165
A. — Musculature	165
B. — Les mésos tentorio-stomodéaux.....	169
<i>Chapitre V.</i> — Le système nerveux.....	172
A. — Le cerveau.....	172
B. — La masse sous-césophagienne.....	178
C. — Le collier péripharyngien.....	180
D. — Le système du ganglion frontal et des ganglions épipharyngiens.....	184
<i>Chapitre VI.</i> — L'aorte céphalique.....	189
<i>Chapitre VII.</i> — Le complexe hypocérébral.....	191
<i>Chapitre VIII.</i> — Le labium	195
A. — Squelette et musculature.....	195
B. — Les glandes labiales.....	197
C. — Innervation.....	200
D. — Réflexions sur le système nerveux labial.....	205
<i>Chapitre IX.</i> — La maxille	207
A. — Squelette	207
B. — Musculature.....	208
C. — Interprétation	211
D. — Innervation.....	214
E. — Réflexions sur le système nerveux maxillaire.....	215
F. — Le corps jugal.....	217

<i>Chapitre X. — La mandibule.....</i>	218
A. — Squelette	218
B. — Musculature	220
C. — Innervation.....	222
D. — Les glandes mandibulaires	223
E. — Interprétation	224
<i>Chapitre XI. — L'hypopharynx</i>	229
A. — Situation et squelette.....	229
B. — Musculature	233
C. — Innervation.....	233
D. — Interprétation	236
<i>Chapitre XII. — L'antenne.....</i>	239
A. — Squelette	239
B. — Musculature	239
C. — Innervation.....	240
D. — Interprétation.....	242
E. — Les cœurs antennaires.....	244
<i>Chapitre XIII. — Les organes frontaux.....</i>	246
<i>Chapitre XIV. — Interprétation du clypéo-labre.....</i>	248
<i>Chapitre XV. — Interprétation de la région stomodéale.....</i>	252
L'anneau oral.....	256
<i>Chapitre XVI. — Interprétation du tentorium.....</i>	259
A. — Le tentorium collaire.....	259
B. — Le tentorium postérieur.....	260
C. — Le tentorium antérieur.....	261
<i>Chapitre XVII. — La métamérie de la tête.....</i>	265
<i>Chapitre XVIII. — Conclusions : la construction de la tête des Insectes.....</i>	270
A. — La construction du squelette.....	271
B. — La construction du stomodéum.....	274
C. — La construction du système nerveux	274
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE	279
EXPLICATION DES LETTRES ACCOMPAGNANT LES FIGURES.....	296

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté :

ORGANES VISUELS ET RÉACTIONS PHOTSENSIBLES CHEZ LES ANNÉLIDES POLYCHÈTES

Vu et approuvé :

Paris, le 2 Décembre 1949.

Le Doyen de la Faculté des Sciences :

A. CHATELET

Vu

et Permis d'imprimer :

Le Recteur de l'Académie
de Paris,

Jean SARRAILH

